

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

57

N° 398 JUILLET-AOUT 1976

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. VACHON.

Comité directeur : Prs J. DORST, C. LÉVI et R. LAFFITTE.

Rédacteur général : Dr M.-L. BAUCHOT.

Secrétaire de rédaction : M^{me} P. DUPÉRIER.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. HALLÉ.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1^{re} série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2^e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3^e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

- pour les échanges, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;
- pour les abonnements et les achats au numéro, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;
- pour tout ce qui concerne la rédaction, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1976

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 530 F ; Étranger, 580 F.

ZOOLOGIE : France, 410 F ; Étranger, 450 F.

SCIENCES DE LA TERRE : France, 110 F ; Étranger, 120 F.

BOTANIQUE : France, 80 F ; Étranger, 90 F.

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 70 F ; Étranger, 80 F.

SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

Les Urodèles du Miocène de La Grive-Saint-Alban (Isère, France)

par Richard ESTES et Robert HOFFSTETTER *

Résumé. — Les fentes sidérolithiques de La Grive-Saint-Alban (Miocène supérieur) ont livré de nombreux vertébrés (130 espèces) parmi lesquels les Urodèles sont bien représentés. Ceux-ci comprennent quatre Salamandridés et un Prosirénidé : 1) *Salamandra sansaniensis* Lartet, 1851, ici abondant, a connu une large distribution en Europe à l'Oligocène et au Miocène ; son aire de répartition a été fragmentée par les glaciations pléistocènes et les dernières populations semblent avoir donné naissance aux actuels *S. salamandra* et *S. atra* ; 2) *Triturus* cf. *marmoratus* (Latreille, 1800) n'est pratiquement pas séparable de l'espèce actuelle ; 3) *Chioglossa meini* sp. nov., est beaucoup plus rare ; on le connaît aussi, encore plus rare, dans le Miocène allemand (Estres, inédit) ; il s'apparente à *Ch. lusitânica*, actuellement confiné au Portugal et au nord-ouest de l'Espagne ; 4) *Chelotriton paradoxus* Pomel, 1853, commun dans l'Oligocène et le Miocène de France et d'Allemagne, est proche (peut-être même génériquement synonyme) de l'actuel *Tylotriton* asiatique ; 5) la forme la plus remarquable, *Albanerpeton inexpectatum* gen. et sp. nov., appartient à la famille des Prosirénidés (Estes, 1969 a), jusqu'ici connu seulement dans le Crétacé d'Amérique du Nord et peut-être d'Israël ; en outre un atlas du Bajocien de l'Aveyron, décrit par SEIFFERT (1969), est rapproché ici d'*Albanerpeton* ; la famille aurait donc connu une longue histoire en Europe occidentale et il est curieux d'observer dès le Jurassique moyen (— 165 M.A.) la spécialisation cervicale très particulière qui caractérise *Albanerpeton*.

Du point de vue paléocécologique, les Urodèles de La Grive permettent de distinguer deux niveaux fossilifères : l'un très humide, où *Albanerpeton*, abondant (85 %), est accompagné par des tritons et quelques salamandres ; l'autre plus sec, où *Salamandra* (91 %) domine largement la faune d'Urodèles.

Abstract. — The siderolithic fissures at La Grive-Saint-Alban (upper Miocene) have yielded numerous vertebrates (130 species), among which the Urodela are well represented. They comprise four salamandrids and one prosirenid : 1) *Salamandra sansaniensis* Lartet, 1851, abundant here, was widely distributed in Europe during the Oligocene and the Miocene : its area of distribution was fragmented by Pleistocene glaciations, and its remnant populations seem to have given rise to the living *S. salamandra* and *S. atra*. 2) *Triturus* cf. *marmoratus* (Latreille, 1800) is hardly distinguishable from the recent species. 3) *Chioglossa meini* sp. nov., is much rarer ; it is also known, although still rare, from the Miocene of Germany (Estres, unpublished) ; it is related to *Ch. lusitânica*, restricted today to Portugal and north-western Spain. 4) *Chelotriton paradoxus* Pomel, 1853, common in the Oligocene and the Miocene of France and Germany, is very close to (perhaps even generically synonymous with) the Asiatic *Tylotriton*. 5) The most remarkable form, *Albanerpeton inexpectatum* gen. et sp. nov., belongs to the family Prosirénidés (Estes, 1969 a), heretofore known only from the Cretaceous of North America and perhaps of Israel ; moreover, an atlas from the Bajocian of Aveyron, described by SEIFFERT (1969), is here related to *Albanerpeton* ; the family thus had a long history in western Europe, and it is of interest that the unusual cervical specialization characteristic of *Albanerpeton* appears as early as the middle Jurassic (— 165 millions years).

* R. ESTES : Department of Zoology, California State University, San Diego, California (États-Unis).
R. HOFFSTETTER : Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université de Paris VI, et Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

From a paleoecological point of view, the Urodela from La Grive permit the distinguishing of two fossil-bearing levels : one of them very humid, in which the abundant *Albanerpeton* (85 %) is associated with newts and some salamanders ; the other one drier, in which *Salamandra* (91 %) largely dominates the fauna.

De nombreux gisements cénozoïques européens, en particulier des fentes karstiques, ont livré des restes d'Urodèles. La plupart de ces fossiles appartiennent à la famille des Salamandridae ; peu d'exemplaires d'autres familles ont été identifiés avec sécurité (voir à ce sujet KUHN, 1962 ; BRAME, 1967 ; ESTES, 1970). Les fentes sidérolithiques du Vindobonien supérieur de La Grive-Saint-Alban (Isère) sont parmi les meilleurs sites connus, et ont livré au moins 130 espèces de Vertébrés ; les récoltes nouvelles et systématiques effectuées par P. MEIN (voir GUÉRIN et MEIN, 1971) ont accru substantiellement le matériel d'étude. L'analyse de ces récoltes a permis une évaluation plus précise de la variabilité des Urodèles, tant fossiles qu'actuels, et a donné une base nouvelle pour une meilleure compréhension des faunes provenant des divers gisements cénozoïques européens.

LES FENTES DE LA GRIVE-SAINT-ALBAN

A l'est de Lyon, entre le Rhône et la Bourbre, des calcaires tabulaires du Jurassique moyen forment un plateau connu sous le nom d'Île Crémieu. Au sud de la Bourbre, de petits alleurements des mêmes calcaires apparaissent comme des sortes d'« îlots », que l'on réunit parfois sous la même désignation, bien qu'ils soient en fait séparés de l'Île Crémieu proprement dite. C'est dans le Bajocien d'un de ces « îlots », à 35 km à l'est-sud-est de Lyon, que sont creusées les fentes de La Grive-Saint-Alban, lesquelles ont été remplies au Vindobonien par de l'argile sidérolithique fossilifère.

Cet ensemble formait au Miocène une sorte de cause. Il ne paraît pas avoir été recouvert par la transgression marine qui, au Vindobonien, a envahi le Bas-Dauphiné et a débordé l'Île Crémieu par l'ouest (région lyonnaise et golfe bressan) et par l'est (élargissement du sillon périalpin dans la région de La Tour-du-Pin et de Morestel). Le plateau karstique de Crémieu et ses prolongements méridionaux de Saint-Quentin-Fallavier, de l'Île d'Abeau et de La Grive-Saint-Alban formaient alors une presqu'île au sud du Buges : voir carte de DEMARCO (1970, fig. 56, p. 226). A l'appui de cette reconstitution paléogéographique, on notera l'absence de tout dépôt marin sur l'ensemble de l'Île Crémieu proprement dite. En ce qui concerne l'îlot de La Grive, des indications contradictoires ont été avancées. P. MEIN nous donne à ce sujet les précisions suivantes :

« Actuellement l'alleurement de sables marins le plus proche (Lombard) se trouve à 1 km de la fente L7 (carrière Lechartier) et à l'altitude de 225 m, donc plus bas que le plancher des carrières. Jourdan (1861 : 1101) prétend avoir vu une couche de sables miocènes en place au sommet d'une fissure (carrière Peyre et Beau). Chantre vers 1880 a ramené un bloc de molasse à balanes trouvé sur le plateau ; mais ce bloc n'a pas l'aspect de la molasse de la région. Selon Depéret (1887, p. 59), « il n'est pas tout à fait hors de doute que l'on n'ait pas affaire à une argile sableuse quaternaire formée aux dépens de la molasse marine ». Personnellement, je pense qu'il s'agit d'un bloc erratique charrié par le glacier. De plus, dans la fente L9 (carrière Lechartier) on peut actuellement observer un dépôt sableux glaciaire surmontant l'argile rouge. »

Ces relations stratigraphiques ne nous apportent donc aucun renseignement précis sur l'âge des renapissages sidérolithiques. En fait, c'est uniquement par leur contenu fossilifère, et surtout par les Mammifères, qu'on a pu les dater. Pendant longtemps on a cru qu'ils étaient tous synchrones et l'on n'a pas séparé les récoltes effectuées dans les diverses fentes de La Grive (c'est le cas des anciennes collections, aussi bien à Lyon qu'à Paris). Ce n'est que récemment que P. MEIN, par des observations méthodiques, est arrivé à la conclusion que trois « niveaux » étaient représentés dans les récoltes de La Grive. GUÉRIN et MEIN (1971 : 139) distinguent :

- un niveau ancien (carrière Peyre et Beau) légèrement antérieur à Sausan ;
- un niveau classique (carrière Milliet = M ; fente L7 de la carrière Lechartier) ;
- un niveau supérieur (fente L3 et L5 de la carrière Lechartier) : ce niveau semble très proche des gisements d'Anwill et de Gigggenhausen, et l'absence de Muridae et d'*Hippation* le place plus bas que Can Llobateres.

Les trois « niveaux » appartiennent donc au Vindobonien. Le premier, qui se situe vers la base de l'étage, est nettement plus ancien que les deux autres qui correspondent au Vindobonien supérieur.

En fait, la presque totalité des Urodèles étudiés ci-après proviennent du niveau classique, donc du Vindobonien supérieur : c'est le cas des récoltes de P. MEIN qui concernent les fentes M et L7 ; c'est en majorité celui des collections de Paris qui, d'après l'aspect des fossiles, suggèrent surtout les fossiles de la carrière Milliet (= M), une conclusion qui concorde assez bien avec la proportion de représentation des espèces d'Urodèles (voir fig. 5).

DIFFÉRENCIATION VERTÉBRALE AU LONG DU RACHIS DES URODÈLES

Les caractéristiques suivantes, pour la plupart liées entre elles, sont difficiles à exprimer quantitativement. Elles valent pour les Urodèles en général, mais s'appliquent au mieux à la famille des Salamandridae. La variation individuelle est grande et on peut rencontrer des exceptions affectant la généralité des caractères signalés plus loin ; cependant ceux-ci sont valables dans la plupart des cas. Ces données sont fondées sur les squelettes d'Urodèles des collections du Museum of Comparative Zoology (Harvard University) ; elles confirment et étendent les résultats obtenus par WORRINGTON (1971) sur *Ambystoma*.

1. La première vertèbre (appelée conventionnellement atlas dans le présent travail bien que du point de vue embryologique elle ne soit pas homologue de l'atlas mammalien) est la plus courte des vertèbres présacrées. Elle ne porte pas d'apophyses transverses bien développées, mais de petites ébauches peuvent être présentes. Dans la plupart des spécimens, l'arc neural de l'atlas est plus élevé que ceux de toutes les autres vertèbres.

2. Les deuxième et troisième vertèbres sont en général plus longues que l'atlas, mais plus courtes que les autres vertèbres présacrées. Les centra les plus longs sont situés dans la région postérieure du tronc.

3. Les forams subcentraux sont en général plus petits dans les deux ou trois premières vertèbres du tronc, dans le sacrum, et dans les deux ou trois premières vertèbres caudales.

4. La direction et la taille des apophyses transverses sont variables et difficiles à décrire avec précision. En général, les apophyses transverses des vertèbres antérieures sont robustes

et presque perpendiculaires à l'axe vertébral. Plus en arrière, l'angle entre l'apophyse et la partie postérieure du centrum diminue graduellement en allant vers le sacrum. Les apophyses transverses de la vertèbre sacrée sont habituellement les plus grandes et les plus ossifiées : elles incluent les côtes sacrées, soudées à la vertèbre, et qui portent à leur extrémité des articulations élargies, destinées aux ilions. Les apophyses transverses des deux ou trois premières vertèbres postsacrées sont encore perpendiculaires à l'axe vertébral, mais elles sont monocéphales, pointues, et ne portent pas de côtes.

5. En général, les épines neurales sont relativement plus élevées dans les vertèbres antérieures ; elles décroissent un peu dans la région dorsale postérieure pour croître de nouveau dans la région caudale. Cette disposition peut s'exagérer ou s'atténuer selon le degré d'ossification dermique des extrémités des épines neurales. Le bord postérieur de l'arc neural tend à être plus vertical dans les vertèbres antérieures, et en conséquence l'angle entre ce bord et l'axe du centrum diminue graduellement vers la région postérieure du tronc. La bifurcation du bord postérieur de l'arc neural (et celle de l'épine neurale quand elle existe) augmente (ou dans certains cas apparaît) vers l'arrière, et atteint son maximum dans la région caudale ; cette bifurcation s'accompagne parfois d'une ossification dermique qui peut se développer aux extrémités des épines neurales.

D'autres variations peuvent se présenter ; elles concernent par exemple le creusement de cuvettes autour des foramens à la surface des os et la direction de l'ouverture de ces foramens, le développement de lames sur le *rib-bearer*¹ ventral, le degré d'aplatissement des centra, etc. ; toutes ces variations paraissent essentiellement intraspécifiques bien que quelques-unes puissent résulter d'adaptations particulières des divers genres ou espèces.

Ces données se sont révélées utiles dans notre étude, pour déterminer la position dans le rachis de vertèbres isolées. Elles doivent être utilisées simultanément, car les vertèbres isolées peuvent présenter des variations concernant un ou plusieurs de ces caractères.

Famille SALAMANDRIDAE

Salamandra sansaniensis Lartet 1851

(Pl. I, II)

L'espèce a été nommée par LARTET (1851 : 42) avec la diagnose suivante :

« *Salamandra ? Sansaniensis*. Espèce beaucoup plus grande que notre Salamandre ; indiquée par un grand nombre de vertèbres, de côtes et d'os des extrémités plus dans le plan de ces mêmes os dans les Salamandres que dans les Tritons. — Sansan, C. »

1. Les côtes des Urodèles et leurs articulations avec les vertèbres ont fait l'objet de nombreux travaux depuis 1895, principalement de la part de GÜEBERT, MAYERHOFFER, GAMBLE, NAEF, GRAY, McBRIDE, EMELIANOV, REMANE, SCHMALHAUSEN... On en trouvera un résumé avec les références bibliographiques dans DEVILLERS (1954) et WAKE & LAWSON (1973). L'homologie de la double articulation des Urodèles avec la diapophyse et la parapophyse des Amniotes reste très discutée. Les auteurs utilisent un terme spécial (*Rippenträger* de GÜEBERT, *rib-bearer* de McBRIDE) pour désigner l'élément vertébral propre aux Urodèles. La traduction française, support costal, n'est pas encore définitivement adoptée dans ce sens précis. Nous préférons utiliser le terme anglais pour éviter toute confusion. A la suite de WORTHINGTON & WAKE (1972) et de WAKE & LAWSON (1973) nous distinguons un *rib-bearer* ventral et un *rib-bearer* dorsal, qui peuvent être séparés ou présenter à des degrés divers une liaison osseuse.

Aucun type n'a été choisi ni figuré. Cependant l'Institut de Paléontologie du Muséum, à Paris, conserve un petit échantillonnage des Amphibiens et Reptiles de Sansan, constitué par LARTER et portant des désignations de sa propre main. Sous le nom de *Salamandra sansaniensis* est placée une moitié antérieure de vertèbre, que l'on peut donc considérer comme le type de l'espèce (MNHN, SA 4678).

Cette pièce et d'autres spécimens compatibles de la faune de Sansan s'accordent bien avec la forme de La Grive décrite ci-après. Sur cette base, nous pouvons retenir l'espèce créée par LARTER et proposer pour elle une nouvelle diagnose.

DIAGNOSE : *Salamandra* dont les vertèbres sont en général plus larges, par rapport à la longueur des centra, que celles des espèces actuelles *S. salamandra* et *S. atra*. Les crêtes musculaires sont plus marquées, les arcs neuraux plus découpés, et l'aspect général des vertèbres est plus robuste, comparé aux espèces actuelles. La taille des vertèbres varie entre 3,0 et 7,0 mm de longueur totale (mesurée sur les zygapophysés), la moyenne étant comprise entre 5 et 6 mm. Le pariétal et le squamosal se rejoignent au-dessus de la partie antérieure de l'oto-occipital, alors qu'ils sont séparés dans les espèces actuelles.

DESCRIPTION

Des vertèbres de toutes les régions de la colonne vertébrale ont été identifiées dans le matériel de La Grive. Les épines neurales sont basses ou faibles sauf sur les vertèbres antérieures ; elles ne portent jamais d'ossification dermique. En vue dorsale, le bord postérieur de l'arc neural est aplati ou peu bombé ; ce bord porte parfois un processus de chaque côté de la ligne médiane (pl. I, 4) ; dans d'autres cas, il reste lisse, avec un contour arrondi (pl. II, 5). Les zygapophysés sont habituellement bien développés et arrondis, mais celles des vertèbres antérieures peuvent avoir leurs bords latéraux rectilignes (parallèles à l'axe de la vertèbre). Les supports costaux (*rib-bearers*) sont bipitiaux, leurs deux têtes étant généralement bien séparées et reliées partiellement par une lame osseuse (pl. II, 9) ; cependant, dans les vertèbres postérieures, les articulations costales sont très unies, le *rib-bearer* dorsal étant réduit ou absent (pl. I, 10, 12) ; les extrémités de ces *rib-bearers* sont en général séparées du bord de l'arc neural par une entaille prononcée, en particulier sur les vertèbres antérieures, mais sur les vertèbres postérieures, ces *rib-bearers* sont généralement appliqués contre le bord de l'arc neural. Les centra sont opisthocèles et les condyles aplatis ou arrondis portent habituellement une fosse notochordale à leur extrémité antérieure ; les condyles sont rarement séparés des centra par un étranglement ; les centra sont lisses ventralement et les lamens subcentraux sont d'ordinaire très petits. Occasionnellement, les vertèbres montrent des arcs neuraux relativement étroits derrière les prézygapophysés (pl. I, 4), mais ces mêmes arcs restent larges au niveau des postzygapophysés ; sur ces spécimens les crêtes musculaires sont en général bien développées. Les atlas ont des surfaces articulaires antérieures presque confluentes sur la ligne médiane du tuberculum interglenoideum ; ce tuberculum est habituellement bien développé.

Les otooccipitaux ressemblent à ceux des autres espèces de *Salamandra*, mais ici le squamosal et le pariétal se joignent à la partie antérieure de l'otooccipital, comme l'indiquent les lignes de sutures observées. Les restes de dentaires sont mal conservés et ne donnent aucun élément digne d'intérêt.

Les os des membres et des ceintures ne diffèrent pas de ceux des *Salamandra* actuelles, mais les premiers ne présentent pas la forte courbure, les crêtes musculaires bien développées, et les fosses bien marquées, si caractéristiques des autres genres de Salamandridae (pl. I, 13-14 ; II, 13).

DISCUSSION

Les vertèbres de cette espèce ressemblent étroitement à celles des *Salamandra* actuelles ; elles n'ont pas les centra allongés et amincis, caractéristiques de *Chioglossa*, c'est-à-dire du seul Salamandridé qui partage avec *Salamandra* l'aplatissement de l'arc neural et l'épine neurale sans ossification dermique. Parmi les espèces modernes, c'est avec *S. salamandra* que les fossiles considérés présentent le plus d'affinités. Dans les populations israéliennes de cette espèce (populations qui appartiennent à la sous-espèce *S. s. salamandra*) et dans l'espèce alpine *S. atra*, les foramens subcentraux, en général petits, non prolongés par des canaux ou des sillons, se présentent comme chez les fossiles de La Grive ; au contraire, dans les populations européennes de *S. s. salamandra* ces foramens sont relativement plus grands et ont tendance à se prolonger postérieurement par des canaux ou des sillons creusés dans les lamelles osseuses des *rib-bearers* ventraux.

Un contact squamoso-pariétal est présent dans la plupart des autres genres de Salamandridae ; les espèces modernes de *Chioglossa* et de *Salamandra* paraissent l'avoir perdu. Quoi qu'il en soit, ce contact résulte en partie d'un phénomène de croissance relative, puisqu'il manque chez les petits individus de diverses espèces d'autres genres ; on ne peut donc lui attacher une grande importance.

Ces considérations indiquent, peut-être, que *Salamandra sansaniensis* représente une lignée ancienne, largement distribuée en Europe (si l'on tient compte des synonymies qui seront établies dans un autre travail) ; son aire de répartition a été limitée et fragmentée par les mers épicontinentales du Néogène et par les glaciations pléistocènes, ce qui a donné naissance d'une part à l'espèce *S. salamandra* (dont les populations actuelles les plus primitives sont celles d'Israël), et d'autre part à l'espèce alpine *S. atra*.

Il ne semble faire aucun doute que les restes fossiles de *Salamandra* récoltés à La Grive appartiennent à *S. sansaniensis* Lartet (1851 : 42). Bien que le spécimen admis comme type soit fragmentaire (voir plus haut), les caractères diagnostiques du matériel de La Grive y sont visibles (largeur de la vertèbre et développement notable des crêtes musculaires). Sansan et La Grive sont proches géographiquement et bien que Sansan soit clairement plus ancien que le niveau classique de La Grive (fentes M et L7), les deux gisements appartiennent au Vindobonien. Ces indications ne s'opposent donc pas aux conclusions morphologiques.

LARTET (1851 : 42) a signalé une autre espèce de *Salamandra* à Sansan et lui a attribué le nom de *S. goussardiana*. Aucun spécimen type n'a été désigné ni figuré et rien ne permet de l'identifier dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris. *S. goussardiana* est donc un *nomen nudum*, sans description ni illustration. Étant donné qu'une seule espèce de *Salamandra* a été reconnue dans le matériel de Sansan et de La Grive, il est possible qu'il s'agisse d'un synonyme de *S. sansaniensis*.

Salamandra sansaniensis est la première espèce fossile décrite et nommée pour le genre ; il n'y a donc pas pour elle de problème de synonymie s'il est établi qu'elle diffère des espèces actuelles. Une comparaison de *S. sansaniensis* avec les autres espèces fossiles de *Salamandra* nommées sort du cadre de cette étude ; ce problème sera discuté dans un prochain travail.

TABLEAU I. — Liste des matériaux étudiés de *Salamandra sansaniensis* de La Grive.

<i>Collection Paris</i> LOCALITÉ NON SPÉCIFIÉE (Réc. par R. HOFFSTETTER)		<i>Collection Lyon</i> LOCALITÉ M (Réc. par P. MEIN)	
atlas	6	atlas.....	6
autres vertèbres : plus de 150, de toutes régions du rachis ; un spécimen comprenant quatre vertèbres associées		autres vertèbres : plus de 200, de toutes régions du rachis ; plus de 10 spécimens comprenant 2 vertèbres coossifiées	
scapuloacoracoïde	3g	ilion	3d, 3g
humérus	8d, 2g	humérus	16d, 23g
fémur.....	6d, 5g	fémur.....	15d, 18g
os distaux variés des membres dentaire.....	2d	os distaux variés des membres dentaire.....	6d, 3g
otooccipital.....	2d, 1g	otooccipital	1g
		côtes	1g
		LOCALITÉ L7 (Réc. par P. MEIN)	
		atlas	25
		autres vertèbres : plus de 500, de toutes régions du rachis	
		humérus	29d, 25g
		fémur.....	70d, 55g

Triturus cf. **T. marmoratus** (Latreille, 1800)
(Pl. III et IV)

DIAGNOSE : *Triturus* dont les vertèbres sont en général les plus simples du genre ; épines neurales bien définies mais petites ; peu de développement d'os dermique.

DESCRIPTION DU MATÉRIEL DE LA GRIVE

La longueur totale des vertèbres (mesurée sur les zygapophysés) est comprise entre 4,9 et 4,5 mm ; la taille la plus fréquente se situe entre 3,4 et 3,7 mm. Les vertèbres de toutes les régions du rachis ont été identifiées. En général les épines neurales sont minces et modérément développées : elles portent parfois une petite trace d'ossification dermique sur l'extrémité postérieure de l'épine neurale (pl. III, 1, 2, 4 ; pl. IV, 1). La bifurcation du bord postérieur de l'arc neural est modérément développée ; elle s'observe spécialement

sur les vertèbres postérieures du tronc ou sur celles de la région caudale : dans les vertèbres antérieures, le bord postérieur ne présente généralement qu'une petite échancrure (pl. IV, 1, 2). Les centra sont opisthocèles. Le condyle, ordinairement bien séparé du corps du centrum, est aplati à l'extrémité. Les foramens subcentraux sont largement ouverts, cependant leur taille est relativement plus petite dans les vertèbres antérieures : ils sont souvent entourés par un nombre variable de foramens plus petits, groupés dans une dépression de la surface ventrale. Les apophyses transverses (*rib-bearers*) sont courtes et reliées par une lame osseuse jusqu'à leur extrémité, mais les articulations costales sont séparées (pl. IV, 6, 8). Le *rib-bearer* inférieur porte une lame osseuse faiblement développée.

L'atlas, robuste, est muni antérieurement d'un tuberculum interglenoideum : son arc neural porte deux crêtes musculaires longitudinales sur la face dorsale (pl. III, 3, 7).

Le fémur montre des fosses et des crêtes musculaires très bien marquées, mais ne diffère pas de façon significative de celui des espèces actuelles (pl. IV, 9, 10). L'humérus a une morphologie banale.

DISCUSSION

L'attribution de ces spécimens au genre *Triturus* est confirmée par les vertèbres relativement aplaties (dorso-ventralement), mais possédant une épine neurale prononcée. HERRE (1934), dans son étude des relations mutuelles des tritons, a indiqué que *T. marmoratus* et *T. cristatus* sont des espèces primitives du genre, tandis que le groupe de *T. vulgaris* (englobant notamment *T. helveticus*, *T. vulgaris*, et *T. montandoni*) et *Cynops* dérive des précédents ou d'un ancêtre commun. *T. alpestris* et son dérivé *Neurergus* sont d'autres lignées, issues du même groupe ancestral. L'hypothèse de HERRE a été largement confirmée par l'étude de VON WAHLERT (1953) sur l'appareil reproducteur. SALTÉ (1967), étudiant les types de comportement pré-nuptial des Urodèles, a souligné l'unité et le haut degré de spécialisation des tritons. Les caractères vertébraux étudiés par l'un de nous (R. E.) sont aussi d'accord avec le groupement de HERRE.

Triturus marmoratus et spécialement *T. cristatus* ont le plus faible développement relatif des épines neurales au sein du genre, et *T. cristatus* en particulier se rapproche de *Salamandra* à divers égards, notamment par ses vertèbres relativement aplaties, et ses arcs neuraux tendant à présenter des insertions musculaires bombées de chaque côté du bord postérieur. Tout le groupe de *T. vulgaris* a des épines neurales bien développées, hautes et minces, tendant à former dorsalement une surface aplatie, généralement avec quelques traces d'os dermique. *Cynops* est semblable à *T. vulgaris* mais avec des épines neurales plus hautes. Chez *T. alpestris* et *Neurergus*, le bord postérieur de l'épine neurale présente une division tripartite bien marquée.

Tous les caractères des vertèbres des tritons de La Grive se rapprochent de ceux de *Triturus marmoratus*. Aucune distinction n'est apparue dans cette étude, qui les séparerait de l'espèce actuelle : en revanche, les spécimens fossiles sont faciles à distinguer de ceux de *T. cristatus* dont les épines neurales sont moins développées.

Rappelons que *Triturus marmoratus* habite actuellement la péninsule ibérique et une grande partie de la France ; son aire de distribution atteint au nord la vallée de la Seine,

à l'est celle du Rhône, et comprend aussi une extension sur la côte provençale, jusqu'au voisinage de Toulon (voir THORN, 1968, carte 10).

Dans la faune de Sansan, LARTET (1851 : 42) a nommé deux espèces de tritons : « *Triton Sansaniense* (Un peu plus grand que notre Triton commun ; à dents inférieures très longues, os dentaire épais. — Sansan, C.) » et « *Triton Lacasianum* (Autre plus petit et à tête plus allongée, à en juger par la forme des os dentaires. — Sansan, R.) » ; les types n'ont pas été désignés ni figurés. Auparavant, LARTET (*L'Institut*, 1839 : 263) avait signalé, dans un envoi au Muséum d'ossements fossiles du Gers (certainement Sansan), la présence d'un « infiniment petit Triton » ; c'est en se référant à cette mention que GRANEL (1847) a proposé le nom de *Triton minimus* (sans figure ni diagnose), et c'est peut-être la même forme que LARTET a désignée ensuite comme *Triton Lacasianum*. Rien dans les collections ne permet d'identifier le matériel sur lequel reposent ces divers noms ; ceux-ci doivent donc être considérés comme des *nomina nuda*. De toute façon, le matériel de La Grive n'étant pas séparable de l'actuel *Triturus marmoratus*, il n'y a pas de problème de nomenclature.

TABLEAU II. — Liste des matériaux étudiés de *Triturus* cf. *T. marmoratus* de La Grive.

Collection Paris LOCALITÉ NON SPÉCIFIÉE (Réc. par R. HOFSTETTER)		Collection Lyon LOCALITÉ M. (Réc. par P. MEIN)	
atlas	3	atlas	2
autres vertèbres — à peu près 100, de toutes régions. Deux spécimens de deux vertèbres associées ; un de trois.		autres vertèbres — à peu près 100, de toutes régions. Deux spécimens de deux vertèbres associées ; l'un d'eux comprend l'atlas et la deuxième vertèbre.	
humérus	3d, 5g	humérus	2d, 3g
fémur	10d, 5g	fémur	8d, 13g
		LOCALITÉ L7 (réc. par P. MEIN)	
		seulement une vertèbre, brisée	

***Chioglossa meini* n. sp.**
(Pl. X, 1-6)

HOLOTYPE : MNHN LGA 175, vertèbre du tronc.

ÉTYMOLOGIE : espèce dédiée à P. MEIN, Université de Lyon, en remerciement pour ses importantes contributions à notre étude.

AUTRES SPÉCIMENS : douze vertèbres du tronc appartenant à la collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; huit vertèbres appartenant à la collection de l'Université de Lyon (cinq y compris une caudale de la localité L7, trois de la localité M).

DIAGNOSE : *Chioglossa* dont les vertèbres sont plus grandes que celles de l'espèce actuelle *C. lusitânica* ; les foramens subcentraux des vertèbres postérieures s'ouvrent généralement en arrière dans des sillons séparant les apophyses transverses du centrum.

DESCRIPTION

Les vertèbres ont leurs centra opisthocœles et allongés. Le condyle, très saillant, arrondi en avant, porte une fosse notochordale bien développée à l'extrémité antérieure ; il est séparé du centrum par un étranglement ou col bien marqué. Immédiatement derrière ce col, le centrum est un peu élargi, mais sur toute sa longueur il reste relativement étroit ; sa surface ventrale tend à être aplatie et porte des crêtes latérales petites, mais bien définies. Les foramens subcentraux sont petits : la paire postérieure s'ouvre généralement vers l'arrière dans des sillons qui séparent les apophyses transverses du centrum, mais sur quelques vertèbres ces foramens s'ouvrent ventralement et ne sont pas prolongés par des sillons. Les *rib-bearers* s'élèvent abruptement des centra, en une position relativement postérieure : ils sont bicépitaux, mais les deux têtes sont très proches l'une de l'autre. Les arcs neuraux sont aplatis et présentent en général une échancrure postérieure sur la ligne médiane et des projections latérales pour l'insertion des muscles ; les épines neurales, lorsqu'elles sont présentes, sont peu élevées. Les zygapophyses sont bien développées et saillantes. Les insertions musculaires sur les vertèbres sont bien définies.

DISCUSSION

Les centra étroits et allongés, avec des crêtes musculaires bien définies, les condyles saillants, séparés du centrum par un étranglement, les apophyses transverses en position postérieure et s'élevant brusquement : tous ces caractères sont des spécialisations vertébrales caractéristiques du genre *Chioglossa*, fondé sur l'espèce actuelle *Chioglossa lusitanica*. Cette espèce intéressante, seul représentant actuel du genre, est distribuée seulement au Portugal et dans le nord-ouest de l'Espagne (Touss, 1968, carte 7). Elle est généralement considérée comme un proche parent de *Salamandra* ; les deux genres se ressemblent par leurs arcs neuraux aplatis, dépourvus d'épine neurale. Les vertèbres fossiles sont relativement plus grandes que celles de *Chioglossa lusitanica* de la collection du Museum of Comparative Zoology (Harvard University). En outre, tous les spécimens actuels disponibles ont les foramens subcentraux qui s'ouvrent ventralement, dans la lame ventrale des apophyses transverses, au lieu d'être prolongés par des sillons et ouverts postérieurement comme chez la plupart des spécimens fossiles. Bien qu'on trouve les deux conditions dans le matériel de La Grive, la première seule est observée sur les spécimens actuels, peut-être à cause de la petitesse de l'échantillon. Chez *Salamandra atra* et *S. salamandra*, les vertèbres sont séparables d'après le même critère, les foramens s'ouvrant ventralement chez la première, et postérieurement dans des sillons chez la seconde, bien qu'une partie des spécimens puissent montrer une variation individuelle ou un chevauchement des caractères. Puisque les vertèbres fossiles sont plus grandes que celles de l'espèce actuelle, et que la plupart montrent des foramens subcentraux prolongés par des sillons, il est probable que l'échantillon fossile représente une espèce différente de *C. lusitanica*.

C'est la première fois que l'on trouve le genre *Chioglossa* à l'état fossile. Sa présence dans la région périalpine indique vraisemblablement une ancienne distribution plus grande que l'actuelle.

***Chelotriton paradoxus* Pomel, 1853**
(Pl. X. 7, 8)

DIAGNOSE : *Rib-bearers* des vertèbres du tronc largement séparées et divergentes ; épine neurale très haute, surmontée par une plaque d'os dermique, en général pustuleuse, cette dernière variant d'une forme arrondie à celle d'un chevron ; vertèbres généralement plus grandes que celles des *Tylostotriton* actuels.

SPÉCIMENS DE LA GRIVE : cinq vertèbres du tronc appartenant à la collection du Muséum, Paris ; quatre vertèbres appartenant à la collection de Lyon (deux de M ; deux de L7).

DESCRIPTION

La longueur maximum, mesurée sur les zygapophysys, varie de 5,9 à 6,6 mm. Les vertèbres sont opisthocœles, le condyle est bien développé, aplati ou concave ; il n'y a pas de constriction entre le condyle et le corps du centrum ; les foramens subcentraux, petits, s'ouvrent ventralement ou postérieurement ; les apophysys transverses sont reliées par une lame osseuse jusqu'à leurs extrémités, les deux têtes articulaires étant largement séparées ; les zygapophysys sont bien marquées et arrondies ; l'arc neural aplati porte une épine neurale très puissante, élevée et surmontée par une plaque d'os dermique pustuleux et irrégulier ; la forme de la plaque est extrêmement variable : sur les vertèbres antérieures, elle est généralement arrondie, limitée à la partie postérieure de l'épine neurale ; sur les vertèbres postérieures, elle présente plus ou moins la forme d'un chevron.

DISCUSSION

Chelotriton paradoxus a été fondé par POMEL (1853) sur des pièces de Langey (Aquitainien) et des Chauffours (Stampien) sans désignation de type. La collection Pomel est aujourd'hui perdue, mais comme HERRE (1949) l'a signalé, la description originale de POMEL (1853) est suffisante pour rattacher à cette espèce des vertèbres semblables provenant de plusieurs sites de l'Oligocène supérieur et du Miocène. HERRE (1949, fig. 8) a donné la première illustration d'un représentant de l'espèce ; cet exemplaire est probablement de Wintershof-West (« Burdigalien ») et montre une vertèbre portant une plaque osseuse plus large que celles des quelques exemplaires de La Grive ; mais d'autres spécimens de *Chelotriton paradoxus* de Wintershof-West (Burdigalien), de Gaimersheim et de Coderet (Oligocène supérieur) sont très semblables aux spécimens de La Grive.

HERRE (1949) a signalé la ressemblance de *Chelotriton* avec *Tylostotriton*, genre actuellement asiatique, mais qui compte aussi trois espèces miocènes et une espèce éocène d'Europe. On observe un chevauchement des caractères entre *Chelotriton* et *Tylostotriton*, en particulier dans la forme et la sculpture de la plaque d'os dermique coiffant les épines neurales. Dans les grands exemplaires de *Chelotriton*, la sculpture est pustuleuse, contrairement aux exemplaires de *Tylostotriton* actuel que nous avons vus ; mais sur les exemplaires les plus petits de *Chelotriton* (c'est-à-dire ceux qui concordent par la taille avec les adultes de *Tylo-*

trotiton actuel), la sculpture est plus irrégulière et ressemble à celle des espèces de *Tylostrotiton*. Il est possible que le genre *Chelotriton* soit un synonyme de *Tylostrotiton*; seules des comparaisons avec les espèces fossiles du dernier genre pourront résoudre ce problème. On peut dire, cependant, que les deux groupes sont très liés, l'espèce *Chelotriton paradoxus* représentant une lignée issue de *Tylostrotiton*, localisée en Europe où elle est connue depuis le Stampien et où elle s'éteint à la fin du Vindobonien.

NOTA : Les récoltes faites à Coderet (Oligocène supérieur) par J. VIRET, R. HOFFSTETTER et plus récemment par Mme HUGUENEY, sont particulièrement riches en restes de *Chelotriton paradoxus* : vertèbres et côtes, os des mâchoires, pièces crâniennes. Le gisement est pratiquement du même âge que celui des Chauffours, d'où provenaient une partie des pièces originales de POMEL. Il conviendra d'étudier ce beau matériel, d'y choisir un néotype de l'espèce, et de décider sur ces bases si le genre *Chelotriton* doit être ou non réuni à *Tylostrotiton*.

Famille PROSIRENIDAE

Albanerpeton inexpectatum n. gen., n. sp.

(Pl. V-IX : fig. 1-4)

HOLOTYPE : MNHN LGA 176, troisième vertèbre coossifiée avec le centrum de la deuxième.

AUTRE MATÉRIEL : voir tableau III.

ETYMOLOGIE : *Albanerpeton* ; d'après la localité de La Grive-Saint-Alban, *inexpectatum* : inattendu, s'agissant d'une forme miocène européenne dont les plus proches parents connus remontent au Crétacé nord-américain, et au Jurassique moyen d'Europe occidentale¹.

DIAGNOSE : Un Prosirenidé dont l'atlas présente une concavité postérieure dans laquelle le deuxième centrum vertébral s'articule d'une façon complexe ; deuxième vertèbre ne possédant pas d'arc neural, centrum bien suturé ou coossifié avec la troisième vertèbre ; arcs neuraux des première et troisième vertèbres très bien développés.

DESCRIPTION

Vertèbres : L'atlas (fig. 1 A, B, E ; pl. VI, 4, 8 et 14) est très comprimé antéro-postérieurement. Ses deux cavités cotyloïdes confluent avec le tuberculum interglenoïdium. L'atlas montre une excavation postérieure tripartite, qui reçoit le centrum de la deuxième vertèbre. Le bord postéro-dorsal du centrum atlantien présente une concavité semi-circulaire nettement marquée ; il porte une paire de facettes semi-lunaires ; la fossette notochordale est absente ; le canal neural est vaste. L'arc neural, émoussé, est échancré en arrière sur la ligne médiane. Il n'y a pas de zygapophysés. Un petit foramen pour le nerf spinal est situé près du bord antérieur de l'arc neural.

Les deuxième et troisième vertèbres sont bien ankylosées ou même coossifiées, la deuxième étant petite, sans arc neural. La partie antérieure de la deuxième montre une disposition spéciale permettant une articulation très précise avec l'atlas ; elle comprend une projection dorsale semi-circulaire et deux petits condyles latéraux (fig. 1 C, D, F ; pl. VI, 5, 9 et 15).

1. Et peut-être aussi au Crétacé d'Israël (Esrus & Nevo, 1969).

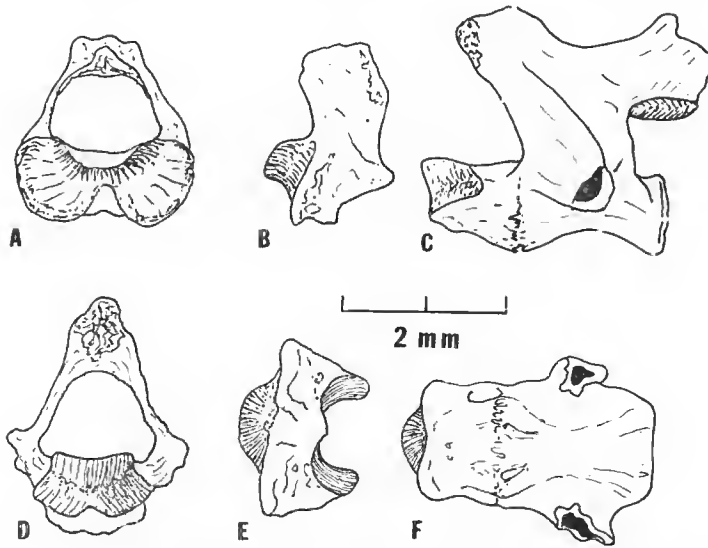


FIG. 1. — *Albanerpeton inexpectatum* n. gen., n. sp., les trois premières vertèbres cervicales. A, B, E : vues antérieure, latérale gauche et ventrale de l'atlas (voir pl. VI, 4, 8 et 14) ; C, D, F : vues latérale gauche, antérieure et ventrale de l'holotype, deuxième et troisième vertèbres soudées (voir pl. VI, 5, 9 et 15).

La troisième vertèbre possède un arc neural relativement plus grand que celui des autres vertèbres et elle est dépourvue de prézygapophyses. Le bord antérieur de l'arc neural est bien développé dorsalement et se prolonge vers le bord postérieur de l'épine neurale de l'atlas : sa surface antérieure est partiellement aplatie et faiblement rugueuse ; les post-zygapophyses sont hémicylindriques, leur surface articulaire étant concave latéro-ventralement (pl. VI, 10-11), le centrum amphicœle montre un petit anneau de calcification à chacune de ses extrémités ; les basapophyses antérieures, petites, ne s'étendent pas en avant du bord antérieur du centrum (pl. VI, 6) ; les basapophyses postérieures sont faibles ou absentes. Le centrum porte une ou plusieurs petites crêtes ventrales. Les apophyses transverses sont fortes, orientées vers l'extérieur, l'articulation costale étant légèrement bicipitale : les deux surfaces articulaires confluentes sont orientées transversalement (fig. 1 A : pl. VI, 13). On n'observe aucune trace d'un foramen pour le nerf spinal.

Les vertèbres du tronc sont toutes amphicœles avec un petit anneau intervertébral calcifié : les centra des vertèbres postérieures sont plus allongés que ceux des antérieures ; les basapophyses antérieures sont faibles ou modérées, les postérieures faibles ou absentes, sans aucune trace de crête ventrale. Les arcs neuraux sont grands : en allant vers l'arrière du tronc, ils sont de plus en plus aplatis et leurs épines neurales sont de plus en plus petites et plus développées postérieurement ; les zygapophyses portent des surfaces articulaires toujours hémicylindriques ; le foramen pour le nerf spinal est absent. Dans la partie postérieure de la colonne vertébrale les apophyses transverses sont de plus en plus réduites ; après la troisième vertèbre la plupart des vertèbres ont leurs apophyses transverses brisées, mais la petitesse de leur région d'attache aux centra laisse supposer qu'elles étaient unci-

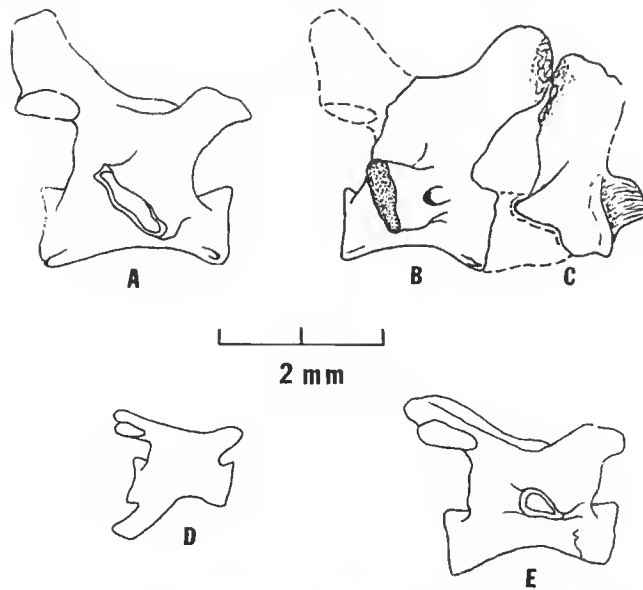


FIG. 2. — *Albanerpeton inexpectatum* n. gen., n. sp., vues latérales droites de vertèbres, montrant variation intracolonnaire. A : vertèbre antérieure du tronc, probablement la 4^e (voir pl. VI, 12) ; B : troisième vertèbre montrant le processus transverse complet, arc neural et deuxième vertèbre restaurés (la deuxième n'est pas coossifiée dans ce spécimen) (voir pl. VI, 13) ; C : atlas restauré en articulation naturelle avec deuxième et troisième vertèbres ; D : vertèbre caudale postérieure (voir pl. VI, 1) ; E : vertèbre postérieure du tronc (voir pl. VI, 16).

pitales. Il semble que la vertèbre sacrée possédait des apophyses transverses minces, mais plus fortes que celles des vertèbres antérieures (sauf la troisième et peut-être quelques autres à la suite) ; la longueur de l'apophyse équivaut à peu près à 80 % de la longueur totale du centrum (50 % pour la troisième vertèbre) ; la surface d'articulation est quelque peu allongée antéro-postérieurement (pl. VI, 3).

Les vertèbres caudales, en général lisses, n'ont pas de crêtes ni de développements osseux, et les épines neurales restent simples ; dans les vertèbres caudales postérieures, les zygapophyses perdent leur forme hémicylindrique ; les apophyses transverses sont allongées, dirigées vers l'extérieur et un peu vers l'arrière ; les arcs hémaux, simples, sont fusionnés avec le centrum et réunis ventralement ; les épines hémales sont courtes, simples, sans crêtes ni dilatations (pl. VI, 1, 2).

Humérus : Il est bien développé et bien ossifié en général. La longueur varie de 6,0 à 7,7 mm, la moyenne étant 7,0 mm. Les plus grands spécimens montrent une tête et un condyle bien ossifiés et solides ; l'entépicondyle est très grand ; le condyle, bien arrondi, présente une *fossa cubitus ventralis* bien marquée, avec un petit foramen à l'intérieur ; l'ectépicondyle est petit et la crête deltopectorale fortement développée ; la tête de l'humérus est nettement délinée (pl. IX, 6, 7).

Fémur : Moins robuste que l'humérus, il est mince et moins bien ossifié. La longueur

totale varie de 4,2 à 8,8 mm, la moyenne étant 7,9 mm. Le condyle distal n'est jamais ossifié ; la tête du fémur est mal ossifiée ; on observe un petit trochanter situé près de la tête (pl. IX, 5).

Mandibule : Le dentaire est robuste, avec une symphyse fortement développée en forme de charnière complexe (pl. VIII, 1) ; la partie postérieure (linguale) de la symphyse est lobée, ce qui permet une interdigitation avec les lobes correspondants de l'autre dentaire ; la surface externe du dentaire est lisse ou montre antérieurement de petits indices de sculpture ainsi que trois ou quatre forams nutritifs. La partie postérieure de l'os se projette légèrement en arrière de la rangée dentaire ; elle est mince et se termine brusquement. Sur sa surface linguale, le dentaire porte une rangée de dents fortes, pleurodentes, non pédicellées, avec une couronne faiblement mais nettement tricuspide (fig. 3 C). Les

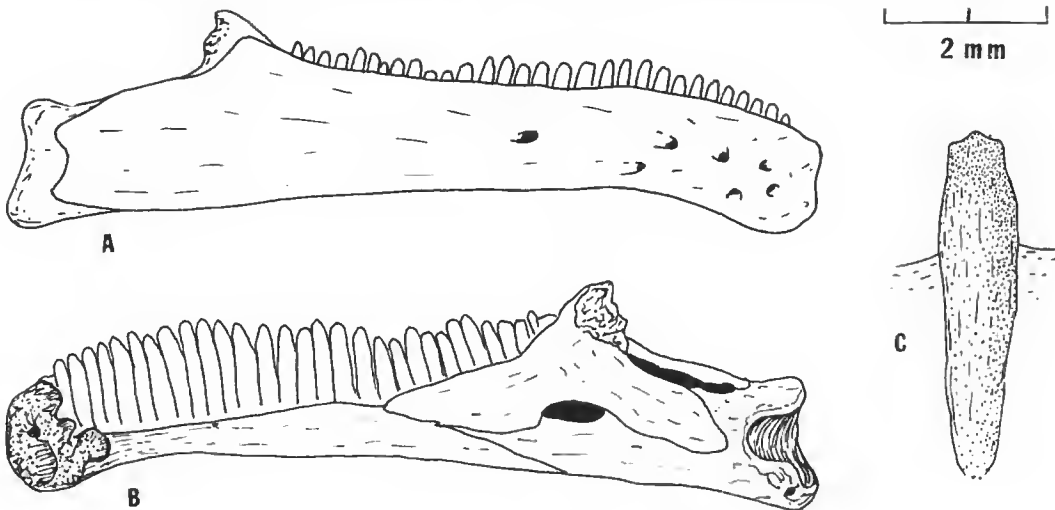


FIG. 3. — *Albanerpeton inexpectatum* n. gen., n. sp.

A : hémicandibule droite, vue latérale ; B : hémimandibule droite, vue médiale ; C : une dent (approximativement la dixième) très agrandie.

dents sont nombreuses, de 23 (sur le plus petit dentaire) à 33 (sur l'un des plus grands), la moyenne et le mode étant 28, mais le nombre de dents n'est pas toujours en relation avec la taille des dentaires. La taille des dents est presque semblable sur la rangée sauf vers l'extrémité postérieure où elle diminue. Un sillon destiné aux dents de remplacement s'allonge le long de la rangée dentaire. Le canal de Meckel est fermé, les deux bords étant soudés, jusqu'aux dents 19-24 ; il débouche dans la fosse de Meckel ; un trou pour les nerfs et les vaisseaux sanguins s'ouvre au-dessous de l'extrémité de la rangée dentaire. Le préarticulaire, en forme de chevron renversé, se projette au-dessus des dents ; il est rugueux et émoussé dorsalement au niveau de l'insertion du ligament des muscles adducteurs ; il s'étend antérieurement jusqu'à l'ouverture postérieure du canal de Meckel ; on observe un petit foramen nutritif à l'extrémité, entre le préarticulaire et le dentaire ; à sa partie postérieure, l'os se termine juste avant la fosse glénoïde de l'articulaire. L'articulaire et

l'angulaire sont fusionnés, sauf dans la région antéro-mésiale : la portion articulaire forme une fosse glénoïde relativement large et orientée verticalement ; sa surface articulaire, en forme de selle, est dirigée postérieurement ; le petit foramen pour la corde du tympan est situé ventralement par rapport à la fosse glénoïde ; antérieurement, l'os est bifurqué et forme le bord postérieur de la fosse de Meckel. La portion angulaire est plus ou moins intimement soudée au bord antéro-mésial de l'articulaire et séparée de ce dernier par un petit sillon antéro-dorsal : sa partie antérieure est couverte par le préarténaire et tous deux entourent un foramen mandibulaire mésial relativement grand (pl. VII, 1-4, 7).

Prémaxillaire. Ce sont des os pairs, séparés sur la ligne médiane sauf exceptions (5 % des exemplaires, voir tabl. III). Dans ce dernier cas, la suture reste cependant visible ; la surface externe est toujours bien rugueuse et sculptée, souvent avec de petites crêtes transversales. Il n'y a pas de foramen entre les deux prémaxillaires ; la partie ascendante s'échancère dorso-latéralement pour le nasal et ventro-latéralement pour la narine. Le bord qui porte les dents s'étend latéralement avec une petite facette destinée au processus antérieur du maxillaire. Derrière les dents, l'os porte une plaque palatale, avec une petite échancrure mésiale et un foramen dorso-ventral : cette plaque est prolongée par une plaque analogue du maxillaire. Les dents sont semblables à celles du dentaire ; leur nombre varie de 6 à 10, la moyenne et le mode étant de 8 (pl. V, 3, 4).

Maxillaire. Le maxillaire se présente latéralement sous l'aspect d'un triangle aplati ; son extrémité antérieure, pointue, s'articule avec la facette maxillaire du prémaxillaire ; le processus ascendant, faible et légèrement sculpté, porte de petits foramens nutritifs (5 ou 6 en général). Mésialement se développe une plaque palatale, munie antérieurement d'une facette destinée au prémaxillaire, et suivie d'une échancrure bordant les choanes. La surface dorsale du maxillaire, aplatie, est munie de petits foramens nutritifs et d'un grand foramen pour la sortie de la branche maxillaire du nerf trijumeau ; son extrémité postérieure, allongée et pointue, un peu irrégulière, permet l'insertion dorsale des ligaments qui la relient, probablement, au suspensorium de la mandibule (pl. V, 6-8 ; fig. 4). Les dents sont semblables à celles du dentaire ; leur nombre varie de 15 à 23, la moyenne étant 19, le mode 21.

Lacrymal : C'est un grand os, qui forme en avant le bord dorsal de la narine et en arrière celui, antérieur, d'une vaste orbite. Il s'articule en haut avec le préfrontal, en bas avec le maxillaire. Sa face externe est sculptée dans sa moitié inférieure (appliquée sur le maxillaire), tandis que sa moitié supérieure (contiguë au préfrontal), non sculptée, forme une dépression marquée qui part de la narine et s'élargit en arrière jusqu'à l'orbite. Deux petits foramens lacrymaux se situent sur le bord inférieur de cette dépression : ils s'ouvrent mésialement dans la cavité nasale par un grand foramen.

La suture lacrymo-préfrontale est encore visible du côté mésial ; mais elle est peu visible sur la face externe, où elle correspond au contact entre la surface sculptée du préfrontal et celle, lisse, de la dépression du lacrymal.

Le bord latéro-ventral du lacrymal recouvre largement la surface latéro-dorsale du maxillaire. En fait les deux os sont fortement unis, sauf postéro-mésialement à l'ouverture du canal de la branche maxillaire du trijumeau, canal dont le plancher est formé par le maxillaire (pl. V, 1, 2 ; fig. 4).

Préfrontal : C'est un os étroit, uni au bord dorsal du lacrymal ; la suture avec le lacrymal est faible mais visible mésialement ; elle s'étend vers le bas mais est cachée extérieure-

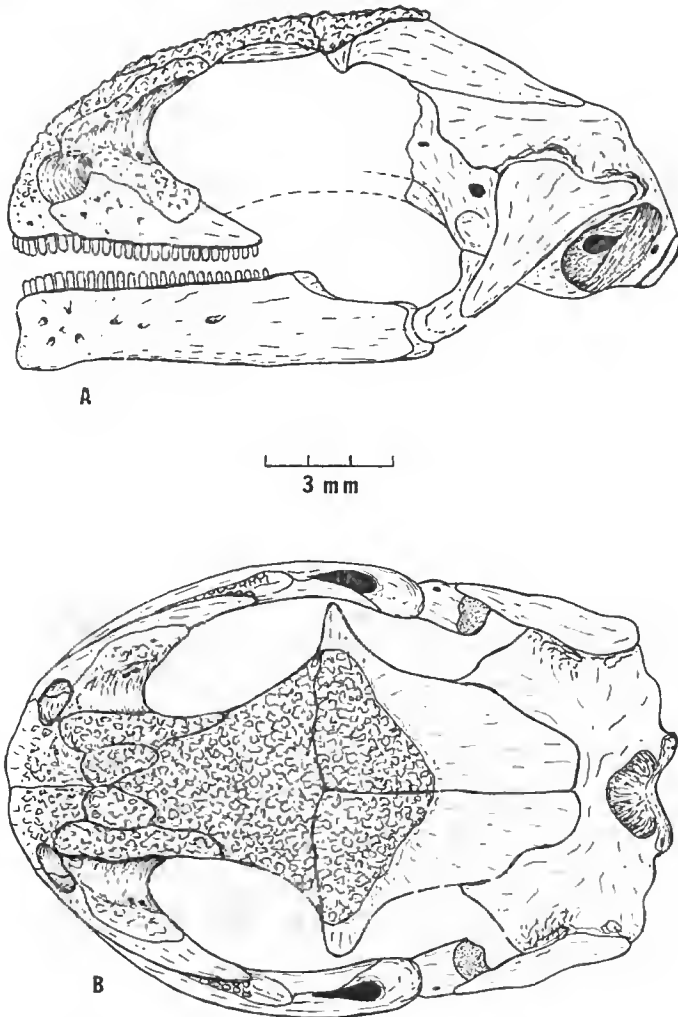


FIG. 4. — *Albanerpeton inexpectatum* n. gen., n. sp.
Reconstitution de la tête osseuse, en vues latérale (A) et dorsale (B).

ment par la sculpture dermique : sa partie dorsale s'encastre dans une échancrure du frontal (pl. V, 1, 2 : fig. 4).

Nasaux : Aucun exemplaire n'est préservé mais les échancrures dans les préfrontaux, frontaux et maxillaires indiquent des os pairs, ovales, et fortement sculptés, séparés des maxillaires par les préfrontaux et les lacrymaux. La configuration de l'ensemble (voir fig. 4 B) laisse supposer qu'il n'y avait pas d'orifice glandulaire sur la ligne médiane.

Frontal : Nettement triangulaire, impair, il est muni d'échancrures antérieures, destinées aux nasaux et aux préfrontaux ; dorsalement, il est fortement sculpté par de petites

fosses et des arêtes irrégulières. La suture métopique, presque droite, montre seulement une petite projection sur la ligne mésiale et deux autres, plus proéminentes, ventrolatérales, qui s'articulent avec les sillons ventraux des pariétaux (fig. 4; pl. VIII, 2, 3).

Pariétaux : Ils sont pairs et ne présentent pas de foramen pariétal : antérieurement, ils montrent une surface triangulaire, bien sculptée comme celle du frontal ; ils forment le bord postérieur du toit crânien, avec des prolongements supraorbitaires. Les ailes postérieures des pariétaux, déprimées et courbées, servent à l'insertion des muscles adducteurs qui atteignent la ligne médiane ; le bord postérieur de tous les exemplaires est brisé, mais il porte un prolongement postéro-ventral pour l'attache avec l'endocrâne. Ventralement une forte arête transversale sépare la partie postérieure, qui couvre l'endocrâne, et la partie antérolatérale, qui borde postérieurement l'orbite ; en arrière de cette arête, un sillon correspond à un prolongement saillant du bord dorsal de l'endocrâne (fig. 4; pl. VIII, 2, 3).

Endocrâne. Il est bien développé et robuste ; tous les os sont fusionnés, quoique la suture antéroventrale des otooccipitaux avec les os antérieurs reste encore visible.

En vue dorsale (pl. IX, 3), les otooccipitaux apparaissent fusionnés sur la ligne médiane ; en avant de cette ligne de fusion s'ouvre une fontanelle, au bord antérieur de laquelle de petits prolongements avec des surfaces d'articulation pour les pariétaux sont présents : une légère impression de la surface d'articulation avec les pariétaux est marquée au bord postérieur de la même fontanelle. Les capsules auditives s'étendent latéralement ; les reliefs correspondant aux deux canaux semicirculaires verticaux sont bien marqués ; entre eux, une crête interrompue au milieu s'étend antéropostérieurement et correspond à l'articulation du squamosal.

En vue postérieure (pl. IX, 1), le foramen magnum et les condyles sont relativement petits ; les surfaces d'articulation destinées aux cotyles confluent avec celle qui reçoit le processus intercotylaire. La fenêtre ovale est énorme : elle est un peu endommagée dorsalement, ce qui découvre une partie du canal semicirculaire horizontal ; la fenêtre ovale est visiblement double, la partie antérieure recevant probablement la columelle, et la partie postérieure l'operculum. Le foramen pour le nerf vague est petit, étroit et verticalement allongé ; deux très petits foramens pour les nerfs hypoglosses sont présents de chaque côté. En vue latérale, la partie antérieure de l'endocrâne est brisée un peu en avant du foramen prootique, ce dernier étant relativement petit ; l'extension de l'os en avant du foramen indique la présence des sphénothmoïdes fusionnés ; postérieurement, un sillon indique la position de la carotide interne.

En vue antérieure (pl. IX, 4), les fosses pour les muscles oculo-moteurs compriment la région sphénothmoïde ; un fort dorsum sellae est présent.

En vue ventrale (pl. IX, 2), les parties exoccipitales des otooccipitaux sont bien fusionnées sur la ligne médiane ; la suture antérieure avec les parties prootiques est bien marquée et dessine une courbe convexe vers l'avant ; de petits trous dans cette suture ainsi que la rupture de la région prootique droite à ce point indiquent les limites du parasphénoïde fusionné. A la partie antérieure du foramen, sur la ligne médiane, correspond à l'entrée des carotides internes ; à partir de ce foramen de très légers sillons divergent vers l'arrière, se rattachant avec chacun des sillons latéraux mentionnés ci-dessus.

Os carré. C'est un petit os, court et robuste, qui présente une expansion mésiale vers le squamosal ; l'articulation avec le cartilage palatocarré est aplatie et granuleuse ; le condyle pour l'articulaire, en forme de trochlée, est dirigé vers l'avant (pl. V, 5).

TABLEAU III. — Liste des matériaux étudiés d'*Albanerpeton inexpectatum* de La Grive.

Collection Paris LOCALITÉ NON SPÉCIFIÉE (Réc. par R. HOFSTETTER)		Collection Lyon LOCALITÉ M, (Réc. par P. MEIN)	
atlas	2		
vertèbres : deuxième	1		
troisièmes.	2	vertèbres : troisième.	1
autres v. du tronc.	42	autres v. du tronc.	6
sacrée.	1	sacrées (?).	2
caudales	12	caudales	4
humérus	31d, 35g	humérus	20d, 9g
fémurs.	6d, 5g	fémurs.	3d, 6g
prémaxillaires	14d, 9g	prémaxillaires	83d, 69g
maxillaires	13d, 9g	maxillaires	189d, 176g
dentaires.	20d, 17g	dentaires.	213d, 217g
hémimandibules complètes.	3d, 1g	hémimandibules complètes.	1d, 3g
lacrymaux	2d		
préfrontal	1d		
frontaux.	10	frontal.	1
pariétaux	3d, 2g		
endocrâne.	1		
		LOCALITÉ L7 (Réc. par P. MEIN)	
		humérus	1d, 1g
		frontaux.	4
		dentaire.	1g

DISCUSSION

L'observation des dentaires, maxillaires, prémaxillaires et humérus démontre la très proche parenté de ce curieux Urodèle avec les genres *Prodesmodon* et *Prosiren* du Crétacé d'Amérique du Nord. De même que les genres américains, *Albanerpeton* montre une symphyse développée en forme de charnière complexe, des dents non pédicellées avec une couronne faiblement tricuspide, des dentaires dont la structure est semblable jusque dans les détails, et la forme particulière de l'humérus, avec ses condyle et entépicondyle de grande taille, sa crête deltopectorale très proche de l'articulation proximale (*caput humerus*) (comparer pl. IX, 6, 7 avec Esres, 1964, fig. 43-44, et Esres, 1969 a, fig. 2). Ces caractères ont été utilisés par Esres (1969 a) pour définir une nouvelle famille, celle des *Prosirenidae*.

La diagnose d'*Albanerpeton inexpectatum* est fondée principalement sur la structure très particulière des trois premières vertèbres mais, en outre, d'autres différences, faibles mais importantes, permettent de distinguer les dentaires, maxillaires et prémaxillaires d'*Albanerpeton* de ceux des genres *Prosiren* et *Prodesmodon*; il s'agit notamment du plus grand développement de la plaque palatale de ces deux derniers os et de la présence d'une

petite expansion du dentaire en arrière de la rangée dentaire. Ces différences portant sur les os dentigères sont les seules qui permettent de distinguer les trois genres considérés ; en effet, actuellement, la structure des trois premières vertèbres semble inconnue chez *Prodesmodon*, car il est peu probable que l'atlas qui lui avait d'abord été attribué (ESTES, 1964 : 91) lui appartienne réellement (ESTES, 1969 b : 230, voir ci-dessous).

Il est difficile de comparer les vertèbres des trois genres. Celles de *Prosiren* sont assez comparables à celles d'*Albanerpeton*. Les deux genres ont des vertèbres amphicoèles, dont les basapophysés, arcs neuraux et épines neurales sont très saillants. Chez *Prosiren*, les épines neurales sont dilatées, celles d'*Albanerpeton* sont plus pointues, et bien que les deux genres aient des basapophysés, celles-ci se rencontrent seulement à l'avant du centrum chez *Prosiren*, et aux deux extrémités du centrum chez *Albanerpeton* (mais elles sont bien sûr plus faibles à l'extrémité postérieure). Comme ESTES l'a noté (1969 a), les vertèbres de *Prodesmodon* sont très différentes de celles de *Prosiren* en ce qu'elles sont opisthocèles, qu'elles ont des basapophysés à l'arrière du centrum et des arcs neuraux aplatis. Elles diffèrent aussi de celles d'*Albanerpeton*, notamment par leur opisthocolie. Chez *Prosiren* l'atlas n'est pas modifié, et il semble que les deuxième et troisième vertèbres ne présentent pas les modifications que l'on rencontre chez *Albanerpeton*. ESTES (1964 : 91 et fig. 42a-c) rattachait un atlas non modifié à *Prodesmodon* mais plus tard (1969 b : 230) il en doutait. Cet atlas se place au voisinage de ceux d'*Opisthotriton*, autre Urodèle du Crétacé supérieur et du Paléogène. Seuls d'autres spécimens associés pourraient clarifier ou résoudre le problème. Un spécimen du Jurassique moyen de France méridionale mérite d'être mentionné à ce propos ; il s'agit d'un atlas d'Urodèle provenant des faciès sapropéliques du Bajocien supérieur de la région de Millau (Aveyron) et décrit par SEIFFERT (1969). Cet atlas montre clairement la même structure que celle d'*Albanerpeton*, avec une échancrure dorsale nettement marquée, et deux facettes semi-lunaires ventrales (comparer fig. 1 avec SEIFFERT, 1969, fig. 1 a, b). Par cette structure très caractéristique et bien définie, il suggère la présence du même genre (ou au moins d'un genre apparenté) en France il y a quelque 165 millions d'années, et il démontre l'origine ancienne de cette spécialisation exceptionnelle. Le spécimen jurassique est à peu près de la même taille que les atlas de La Grive (environ 2 mm de largeur du centrum), mais la surface postérieure porte une fosse profonde pour la notochorde, qui sépare les trois surfaces périphériques d'articulation. Cette différence indique que la forme jurassique appartient sans doute, comme il fallait s'y attendre, à une espèce différente de celle de La Grive. En toute rigueur, la structure spécialisée des trois premières vertèbres devrait donc être supprimée de la diagnose de l'espèce *A. inexpectatum* pour être rapportée à celle du genre *Albanerpeton*. Quoi qu'il en soit, on peut dire maintenant que l'adaptation des trois premières vertèbres est limitée au genre *Albanerpeton* (à moins que l'avenir n'oblige à séparer génériquement le fossile de Millau). Aucune observation ne permet de supposer sa présence chez les genres nord-américains.

Enfin, il convient d'envisager la question des affinités des Prosirenoïdes à partir de l'étude d'*Albanerpeton inexpectatum*. Précédemment, les données résultant de l'étude des vertèbres de *Prosiren* et *Prodesmodon* ont été discutées par ESTES (1969 a), qui supposait des affinités entre les Ambystomatoidea *sensu* WAKE (1966), et qui situait ces deux genres au voisinage du point de divergence des Ambystomatidae et des Plethodontidae. Les vertèbres d'*A. inexpectatum* sont uniques parmi les Urodèles du fait de la présence de zygapophysés très courbés, hémicylindriques. Leurs épines neurales pointues ressemblent à

celles de *Batrachosauroides*, *Scapherpeton* (ESTES, 1969 *b*) et aussi à celles des Cryptobranchidae (dont l'épine reste cartilagineuse). La structure amphicœle des centra et la présence de basapophysés antérieures et postérieures ne donnent pas d'indications particulières. En effet, des basapophysés sont connues chez toutes les familles d'Urodèles, sauf les Cryptobranchidae et Proteidae (*s. l.*) ; mais en fait, seuls quelques Hynobiidae, Ambystomatidae et Plethodontidae en portent aux deux extrémités du centrum. La structure amphicœle se retrouve dans toutes les familles sauf celle des Salamandridae (quelques Plethodontidae, en particulier les Desmognathinae, présentent aussi une condition opisthocœle, mais un peu différente de celle des Salamandridae).

Les mâchoires d'*Albanerpeton inexpectatum*, avec leurs préarticulaires libres et leurs angulaires incomplètement fusionnés, indiquent un état plus primitif que celui des autres Urodèles. Chez les Hynobiidae et les Cryptobranchidae seulement, le préarticulaire reste libre, bien que l'angulaire soit complètement fusionné (ou disparu). Le préarticulaire d'*A. inexpectatum*, en forme de chevron, est d'un type unique parmi les Urodèles. Les os de son crâne dermique ressemblent superficiellement à ceux des Salamandridae (sauf *Salamandra* et *Chioglossa*) mais il existe des différences profondes, en particulier la fusion des deux frontaux et la forme triangulaire de l'os résultant, ce qui indique des orbites vastes et une région interorbitaire étroite. Cependant les lacrymaux sont présents chez les Hynobiidae et les Ambystomatidae actuels, mais ils n'atteignent jamais une grande taille et il n'y a qu'un seul foramen nasolacrymal. D'après leur configuration, les frontaux et les prémaxillaires d'*A. inexpectatum* semblent être séparés par les nasaux, ainsi que par les préfrontaux : les nasaux ne semblent pas participer au bord de la narine, au contraire de ce qu'on observe chez les autres Urodèles.

La forme de l'endocrâne est très modifiée : elle s'accorde dans l'ensemble avec celle de l'endocrâne des autres Urodèles, mais ici encore on note de profondes différences. Une discussion de celles-ci ne sera possible qu'après une comparaison détaillée avec les endocrânes de tous les Urodèles actuels, tâche qui sort du cadre de cette étude.

Bien que son aspect soit semblable à celui des Urodèles en général, la configuration de l'humérus des Prosirenidae (connue seulement chez *Prosiren* et *Albanerpeton*) est particulière, avec une crête deltopectorale et un entépicondyle fortement développés. Le condyle bien ossifié se retrouve chez quelques Salamandridae (voir ESTES, HECUT & HOFSTETTER, 1967, fig. 5). La configuration du fémur est assez banale à cause de son faible développement, mais il ne ressemble pas à ceux des Urodèles spécialisés.

Pour l'instant, on peut laisser les Prosirenidae parmi les Ambystomatoïdea, mais le matériel de La Grive indique que cette famille est peut-être plus primitive (malgré le haut degré de spécialisation des frontaux, des trois premières vertèbres, etc.) et plus éloignée des Urodèles actuels que ne le pensait ESTES (1969 *a*).

ÉCOLOGIE ET ZOOGÉOGRAPHIE DES URODÈLES DE LA GRIVE

Du point de vue écologique, les indications les plus importantes sont données par les formes les plus abondantes et ayant des représentants ou de proches parents dans la faune actuelle, c'est-à-dire *Salamandra sansoniensis* et *Triturus* cf. *T. marmoratus*. Les restes d'*Albanerpeton inexpectatum* ne donnent guère d'informations car les Prosirenidae sont

actuellement éteints. Quant aux restes de *Chioglossa meini* et de *Chelotriton paradoxus*, ils sont très rares et donc peu significatifs.

Salamandra salamandra (probable descendant de *S. sansaniensis*) est aujourd'hui une forme de forêts (en particulier des forêts de hêtres). Comme la plupart des Salamandres ces animaux sont souvent cachés dans les lieux ombragés et humides, et les plus abondants se rencontrent dans les régions de collines et de montagnes de moyenne altitude, souvent dans les galeries de petits rongeurs (TIRORN, 1968). Ils cherchent de petits ruisseaux permanents pour y déposer les larves, de préférence dans les bassins à courant faible.

Triturus marmoratus préfère les eaux stagnantes et les grands étangs pourvus d'une végétation aquatique abondante, mais on le trouve souvent dans les fossés et petites mares. La forme terrestre peut se rencontrer sous des pierres ou des débris de la zone riveraine, dans les plaines et les collines.

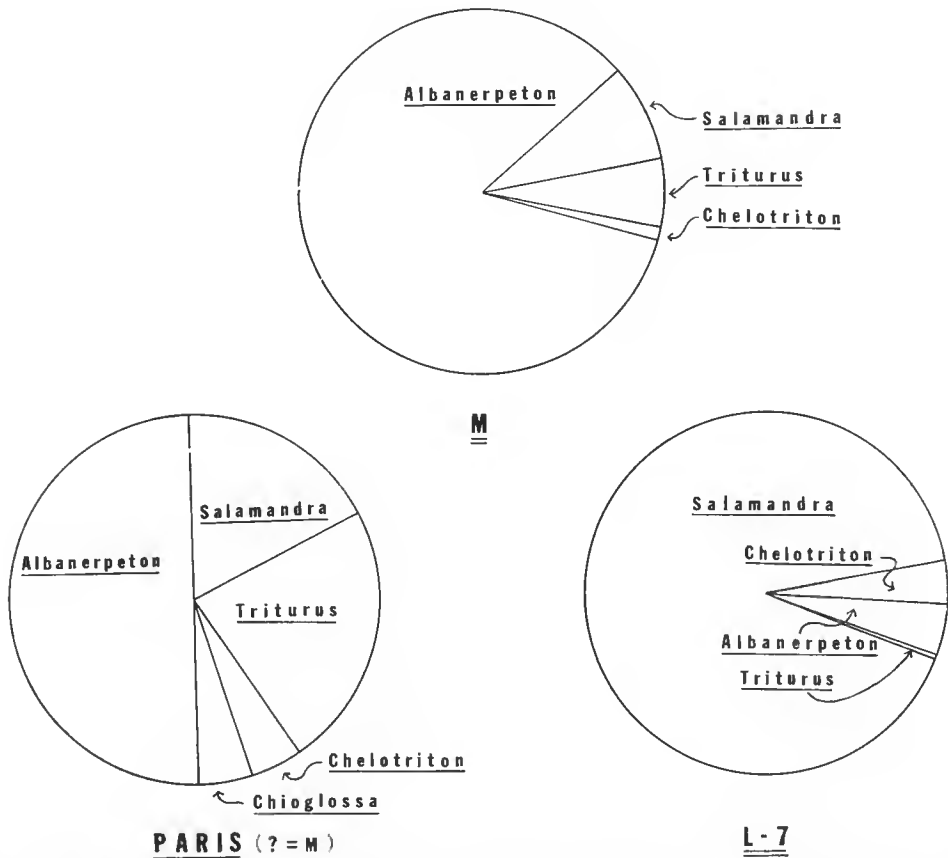


FIG. 5. — Diagrammes montrant la représentation proportionnelle des genres d'Urodèles dans les fentes M (carrière Milliet) et L-7 (carrière Lechartier, fente 7) en comparaison avec la collection de Paris. La dernière, d'après la conservation des fossiles et les proportions des genres, ressemble à l'échantillon de la fissure M et peut provenir de celle-ci.

Chioglossa lusitanica, seule espèce actuelle du genre, recherche les lieux ombragés et humides, avec des rochers et des pierres. Elle ne s'éloigne pas de la zone bordant le ruisseau (THOUX, 1968). Elle nécessite de l'eau bien oxygénée et avec du courant ; sa rareté à La Grive signifie probablement qu'elle n'habitait pas très près du site fossilifère.

Tylotriton est un genre assez terrestre, souvent rencontré dans les forêts de montagne où ses représentants recherchent des endroits humides, sombres, à végétation dense. La plupart des espèces vivent à une altitude comprise entre 1 000 et 2 000 m, quoiqu'on puisse les rencontrer aussi à des altitudes plus basses. *Chelotriton*, peut-être génériquement synonyme, avait vraisemblablement des exigences comparables. Comme *Chioglossa*, sa rareté à La Grive indique probablement un habitat assez éloigné des fissures.

Les proportions des espèces varient d'un site à l'autre (fig. 5, tabl. IV) : dans la collection de Paris, et plus encore dans celle de Lyon (site M), *Albanerpeton inexpectatum* est l'espèce la plus abondante. *Salamandra sansaniensis* et *Triturus* cf. *T. marmoratus* sont assez fréquents dans la collection de Paris, de sorte qu'on peut supposer que les conditions écologiques décrites ci-dessus pour les *Salamandra* et *Triturus* actuels sont valables pour l'interprétation du site M : ils indiqueraient des endroits sombres et humides, avec des rochers et pierres à proximité de points d'eau restreints mais plus ou moins permanents. Ces conditions sont en accord avec celles d'une région karstique telle que VIMER (1951) et ENNOUCH (1930) l'ont décrite. Les restes de *Triturus* correspondent probablement à des exemplaires terrestres, ayant vécu dans la litière des feuilles mortes et tombant occasionnellement dans les nombreuses fissures d'une région karstique. La forte proportion d'*Alba-*

TABLEAU IV. — Comparaison du nombre minimum d'individus (MNI)¹ des Urodèles de La Grive et pourcentage de chaque espèce dans la faune d'Urodèles.

	<i>Salamandra sansaniensis</i>		<i>Triturus</i> cf. <i>T. marmoratus</i>		<i>Chelotriton paradoxus</i>		<i>Chioglossa meini</i>		<i>Albanerpeton inexpectatum</i>	
	MNI	%	MNI	%	MNI	%	MNI	%	MNI	%
Coll. Paris	8	18	10	23	2	4,5	2	4,5	23	50
Base de détermination du MNI	humérus droits		fémurs droits		différences de taille vertébrale		différences de taille vertébrale		dentaires droits	
Loc. M	23	9,2	13	5,2	2	0,8			251	84,8
Base de détermination du MNI	humérus gauches		fémurs gauches		différences de taille vertébrale				dentaires gauches	
Loc. L7	70	90,9	1	1,3	2	3,6			4	5,2
Base de détermination du MNI	fémurs droits		vertèbres		différences de taille vertébrale				frontaux	

1. MNI, déterminé par la méthode de SHOTWELL (1955).

nerpeton inexpectatum dans ces gisements indique peut-être que l'espèce était elle-même un habitant des fissures, avec de grands yeux adaptés à une lumière faible : les membres antérieurs forts et les dents non pédicellées reflètent peut-être une adaptation à la capture d'animaux comme les escargots ou les coléoptères à revêtement épais. La forme robuste, cylindrique et faiblement tricuspide des dents d'*Albauerpeton* rappelle l'adaptation de certains lézards myrmécophages (voir par exemple HORROX, 1955 : 112).

La localité L7 (coll. de Lyon), avec 91 % des Urodèles composés de *Salamandra sansaniensis*, indique probablement une fissure plus ouverte, où l'eau était peut-être absente, mais où le site comprenait une litière humide, sans beaucoup de lumière, convenant à la vie des *Salamandra*.

P. MEIN nous informe que les conclusions précédentes, fondées sur les faunes d'Urodèles, concordent avec celles auxquelles est arrivé BALLMAN à partir des Oiseaux : milieu sec à L7, humide à M. Pour ce dernier site, l'absence totale de poissons, de desmans et de castors suggère des haques d'eau plutôt qu'un étang. P. MEIN précise que cette différence écologique ne s'explique pas topographiquement, car les deux fissures ne sont distantes que de 800 m et c'est M qui est à l'altitude la plus élevée (275 m contre 240 m pour L7) : par ailleurs, P. MEIN ne pense pas à une importante érosion récente au niveau de L7, car les os sont relativement mieux conservés qu'à M et n'ont pas subi une importante chute verticale. Toujours selon P. MEIN, une étude quantitative effectuée sur *Megaerictodon minor*, *M. gregarius* et *Cricetodon albanensis*, montre que les deux gîtes ne sont pas absolument synchrones : L7 est légèrement antérieur à M (10 000 à 50 000 ans ?), ce laps de temps ayant sans doute suffi pour modifier le climat.

En ce qui concerne la zoogéographie, *Salamandra* et *Triturus* n'apportent pas de données particulières. *T. marmoratus* est actuellement distribué dans la péninsule ibérique et la France de l'ouest, devenant plus rare à l'est. On le trouve aujourd'hui dans la région de Lyon, mais il ne dépasse pas le Rhône sauf sur la côte méditerranéenne où il atteint le département du Var (GONPARON ; THORX, 1968). Le plus proche parent actuel de *Salamandra sansaniensis* est *S. s. salamandra*, qui est distribuée dans la France du sud-est, les Alpes, la Bavière et la Tchécoslovaquie, toute la région comprise entre les Carpathes et la côte dalmate, la péninsule balkanique, la bordure occidentale de l'Asie Mineure, les zones côtières du golfe d'Iskanderon (Turquie), de la Syrie, du Liban, et d'Israël jusqu'aux environs de Haïfa vers le sud (voir THORX, 1968, carte 8). Les espèces fossiles sont ainsi trouvées dans une région où habitent actuellement leurs parents les plus proches, région qui se trouve être aujourd'hui à peu près la seule aire de chevauchement des distributions de *S. s. salamandra* et *Triturus marmoratus*. Comme il a été signalé ci-dessus, les populations israéliennes actuelles de *S. s. salamandra* sont apparemment les plus proches de *Salamandra sansaniensis*. Elles représentent peut-être les formes les plus primitives de l'espèce *S. salamandra*, formes relictées de populations dérivées de *S. sansaniensis*, qui auraient eu une plus vaste répartition européenne avant la glaciation pléistocène.

La présence de *Chioglossa* dans la récolte de La Grive est en dehors de la distribution actuelle de la seule espèce connue, *C. lusitauica*, qui existe seulement dans le nord-ouest de l'Espagne et au Portugal. Cette distribution actuelle est clairement relictuelle et représente un refuge pour ces populations qui auraient été repoussées vers le sud par la glaciation pléistocène.

À part les récoltes faites à La Grive, un seul spécimen fossile de *Chioglossa* a été observé

jusqu'ici : il s'agit d'une vertèbre incéliste provenant du Miocène de Gaimersheim, et que ESTES (*inédit*) attribue à *Ch. meini*. Cette rareté peut s'expliquer soit parce que le genre n'aurait jamais eu une large répartition, soit parce que sa distribution a toujours été caractérisée par une faible densité de population.

En ce qui concerne *Chelotriton paradoxus*, le gisement de La Grive se situe dans l'aire de distribution déjà connue de cette espèce fossile.

Du point de vue zoogéographique, l'apport le plus important de la présente étude est la présence, signalée pour la première fois, d'un représentant européen de la famille des Prosirenidae, jusqu'ici connue seulement dans le Crétacé d'Amérique du Nord et, avec doute, dans le Crétacé d'Israël (ESTES & NEVO, 1969). Rappelons aussi que l'Atlas d'Urodèle décrit par SEIFFERT (1969) dans le Jurassique moyen de l'Aveyron est identifié ici comme un Prosirenidé proche du genre *Albauerpeton*, peut-être même co-générique. Cela indique une longue histoire du groupe en Europe occidentale.

Remerciements

Nous remercions tout particulièrement M. Pierre MEIN (Université Claude Bernard à Lyon) qui nous a confié son excellente collection d'Urodèles de La Grive et à qui nous devons des informations inédites sur le gisement. Nos remerciements vont également au Dr. E. NEVO (Haïfa) pour sa donation de spécimens israéliens actuels de *Salamandra s. salamandra* ; au Pr. Dr. R. DEHM (München), qui a permis à R. ESTES d'étudier des fossiles d'Allemagne ; au Pr. Dr. H. ZAPFE (Wien) pour son prêt d'Urodèles de l'Helvétien de Tchécoslovaquie ; à M. J. BOSS (Montpellier) pour son prêt de squelettes de Salamandridae actuels.

D'octobre 1973 à mars 1974, R. ESTES a bénéficié de l'hospitalité du Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Montpellier II ; il tient à témoigner sa gratitude au Pr. J. THALER, à MM. R. LAVOCAR et P. ELLENBERGEN, à M^{mes} M. VIANEY-LAUD et A. NICOLAS pour leur assistance.

Les photographies sont dues au talent de M. J. MARTIN (Montpellier) ; les dessins au trait sont de R. ESTES.

POUR R. ESTES, cette recherche a été subventionnée en partie par la National Geographic Society (USA) et par la National Science Foundation (USA), attributions GB-4303 et GB-7176.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRAME, A., Jr., 1967. — A list of the world's recent and fossil salamanders. *Herpeton, Journ. South-west. Herpetologists Soc.*, **2** : 1-26.
- DEMARCO, G., 1970. — Étude stratigraphique du Miocène rhodanien. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, **61** : 1-257, 56 fig., 4 pl.
- DEPÉRET, C., 1887. — Recherches sur la succession des faunes de vertébrés miocènes de la vallée du Rhône. *Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **4** : 44-308, pl. 12-15.
- DEVILLERS, Ch., 1954. — Le support costal des Urodèles (Rippenträger). In : P. P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, XII : 691-697, bibl., p. 708-709.
- ENNOUËRI, E., 1930. — Contribution à l'étude de la faune du Tortonien de La Grive-Saint-Alban (Isère) ; Révision générale. Étude ornithologique. Thèse. Univ. Paris. Les Presses modernes, Paris.

- ESTES, R., 1964. — Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation, eastern Wyoming. *Univ. Calif. Publs. geol. Sci.*, **49** : 1-180.
- 1969 a. — Prosirenidae, a new family of fossil salamanders. *Nature*, **224** (5214) : 87-88.
- 1969 b. — The Batrachosauroididae and Scapherpetontidae, late Cretaceous and early Cenozoic salamanders. *Copeia*, **1969** (2) : 225-234.
- 1970. — Origin of the Recent North American lower vertebrate fauna : an inquiry into the fossil record. *Forma et functio*, **4** : 139-163.
- ESTES, R., & E. NEVO, 1969. — *Ramonellus longispinus*, an Early Cretaceous salamander from Israel. *Copeia*, **1969** (3) : 540-547.
- ESTES, R., M. HECHT & R. HOFFSTETTER, 1967. — Paleocene amphibians from Cernay, France. *Amer. Mus. Novit.*, **2295** : 1-25.
- GIEBEL, C., 1847. — Fauna der Vorwelt, mit steter Berücksichtigung der lebende Thiere. Zweite Abtheilung : Vögel und Amphibia. Leipzig, xi + 218 p.
- GUÉRIN, C., & P. MEIS, 1971. — Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine rhodanien. In : *Le Néogène rhodanien*. V^e Congrès. *Nouv. Méditerran.*, Lyon, sept. 1971, vol. 1 : 131-170.
- HERRE, W., 1934. — Phylogenie und Zoogeographie der Salamandriden. *Zool. Anz. Suppl.*, **7** : 158-164.
- 1949. — Neue Tatsachen zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche. *Zool. Jb.*, **78** : 217-236, 13 fig.
- HOTTON, N., 1955. — A survey of adaptative relationships of dentition to diet in the North American Iguanidae. *Am. Midl. Nat.*, **53** : 88-114.
- JOURDAN, C., 1861. — Des terrains sidérolithiques. *C. R. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 1861, **53** : 1099-1104.
- KÜHN, O., 1962. — Die vorzeitlichen Frösche und Salamander, ihre Gattungen und Familien. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Würt.*, **117** : 327-372.
- LARRET, E., 1851. — Notice sur la colline de Sansan. Auch, *Ann. Départ. Gers*, 42 p.
- POMEL, 1853. — Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans les bassins de la Loire et de l'Allier (suite et fin). *Ann. sci. litt. indus. Auvergne.*, **26** : 81-229.
- SALTHE, S., 1967. — Courtship patterns and the phylogeny of the urodeles. *Copeia*, **1967** (1) : 100-117.
- SEIFFERT, J., 1969. — Urodelen — Atlas aus dem obersten Bajocien von SE-Aveyron (Südfrankreich). *Paläont. Z.*, **43** : 32-36.
- SHOTWELL, J., 1955. — An approach to the paleoecology of mammals. *Ecology*, **36** : 327-337.
- THOUIN, R., 1968. — Les salamandres. Paris, Ed. P. Lechevalier, iv + 376 p.
- VIBET, J., 1951. — Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de La Grive Saint-Alban (Isère). Imprimerie A. Rey, S. A., *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, fasc. III, 104 p.
- WÄHLERT, G. VON, 1953. — Eileiter, Laich und Kloake der Salamandriden. *Zool. Jb.*, **73** : 276-324.
- 1956. — Tatsachen und Begriffe zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche. *Zool. Anz. Suppl.*, **19** : 274-279.
- WAKE, D., 1966. — Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, Family Plethodontidae. *Mem. sth. Calif. Acad. Sci.*, **4** : 1-111.
- WAKE, D., & R. LAWSON, 1973. — Developmental and adult morphology of the vertebral column in the plethodontid salamander *Furycea bislineata*, with comments on vertebral evolution in the Amphibia. *J. Morph.*, **139** : 251-300.
- WORTHINGTON, R., 1971. — Postmetamorphic changes in the vertebrae of the marbled salamander.

der *Ambystoma opacum* Gravenhorst (Amphibia, Caudata). *Sci. Ser. Univ. Texas El Paso*, **4** : 1-74.

WORTHINGTON, R., & D. B. WAKE, 1972. — Patterns of regional variation in the vertebral column of terrestrial salamanders. *J. Morph.*, **137** : 257-278.

Manuscrit déposé le 8 novembre 1975.

PLANCHE I

Salamandra sansaniensis, collection de Paris, $\times 3$.

- 1 et 2. — Atlas, vues latérale et dorsale.
3 et 4. — Vertèbre du tronc (approximativement la 16^e), vues latérale et dorsale.
5 et 6. — Vertèbre caudale antérieure, vues latérale et dorsale.
7 et 8. — Atlas, vues ventrale et antérieure (même vertèbre que fig. 1 et 2).
9 et 10. — Vertèbre du tronc (même vertèbre que fig. 3 et 4), vues ventrale et antérieure.
11 et 12. — Vertèbre caudale antérieure (même vertèbre que fig. 5 et 6), vues ventrale et antérieure.
13. — Humérus gauche, vue ventrale.
14. — Autre humérus gauche, vue postérieure.

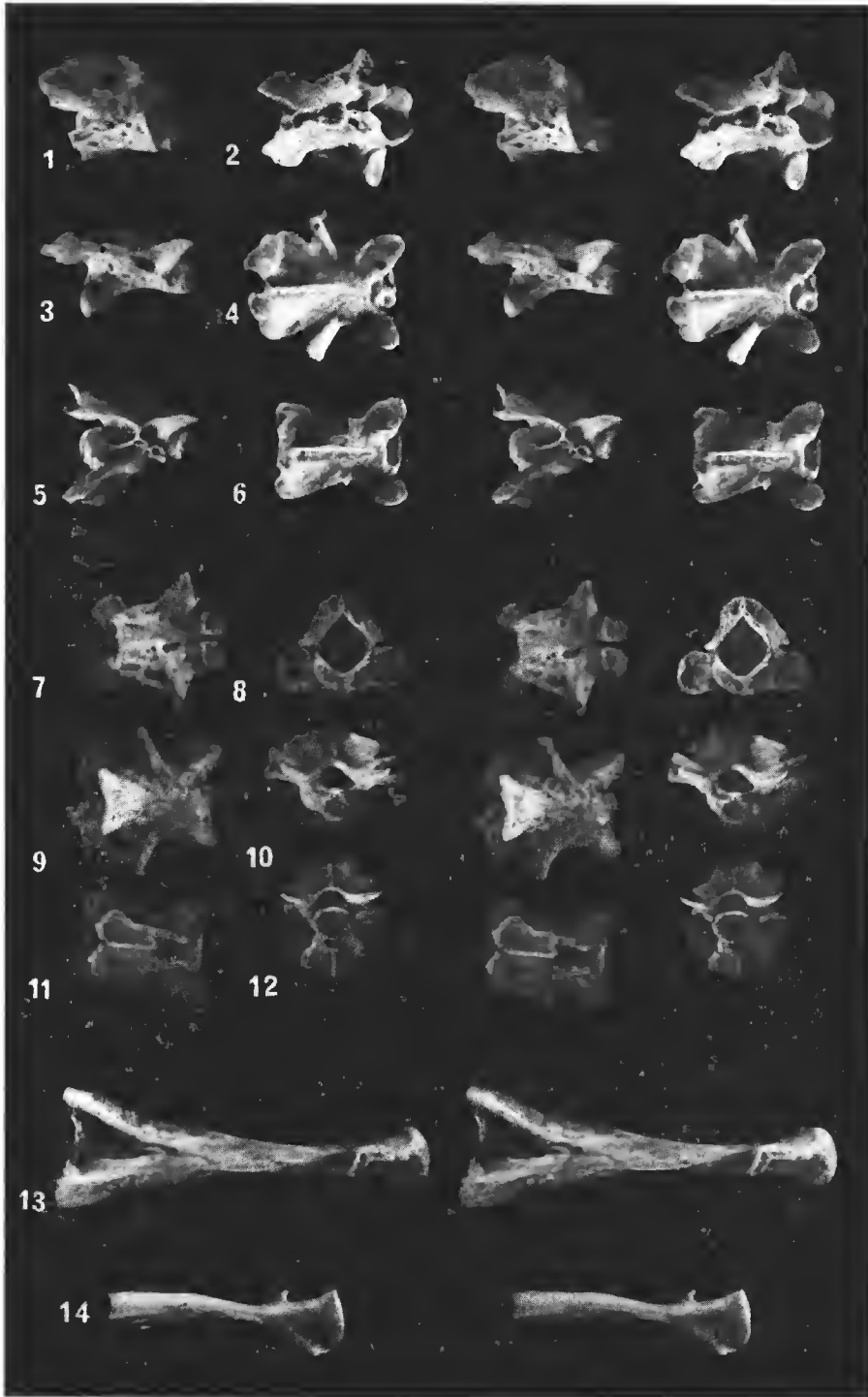


PLANCHE I

PLANCHE II

Salamandra sansaniensis, collection de Paris, $\times 3$.

- 1 et 2. — Vertèbre antérieure du tronc (probablement la 2^e), vues dorsale et ventrale.
3 et 4. — Vertèbre antérieure du tronc (probablement la 5^e), vues dorsale et ventrale.
5 et 6. — Vertèbre postérieure du tronc (probablement la 12^e), vues dorsale et ventrale.
7 et 8. — Vertèbre antérieure du tronc (même vertèbre que fig. 1 et 2), vues latérale et postérieure.
9 et 10. — Vertèbre antérieure du tronc (même vertèbre que fig. 3 et 4) ; vues latérale et postérieure.
11 et 12. — Vertèbre postérieure du tronc (même vertèbre que fig. 5 et 6), vues latérale et postérieure.
13. — Fémur droit, vue ventrale.

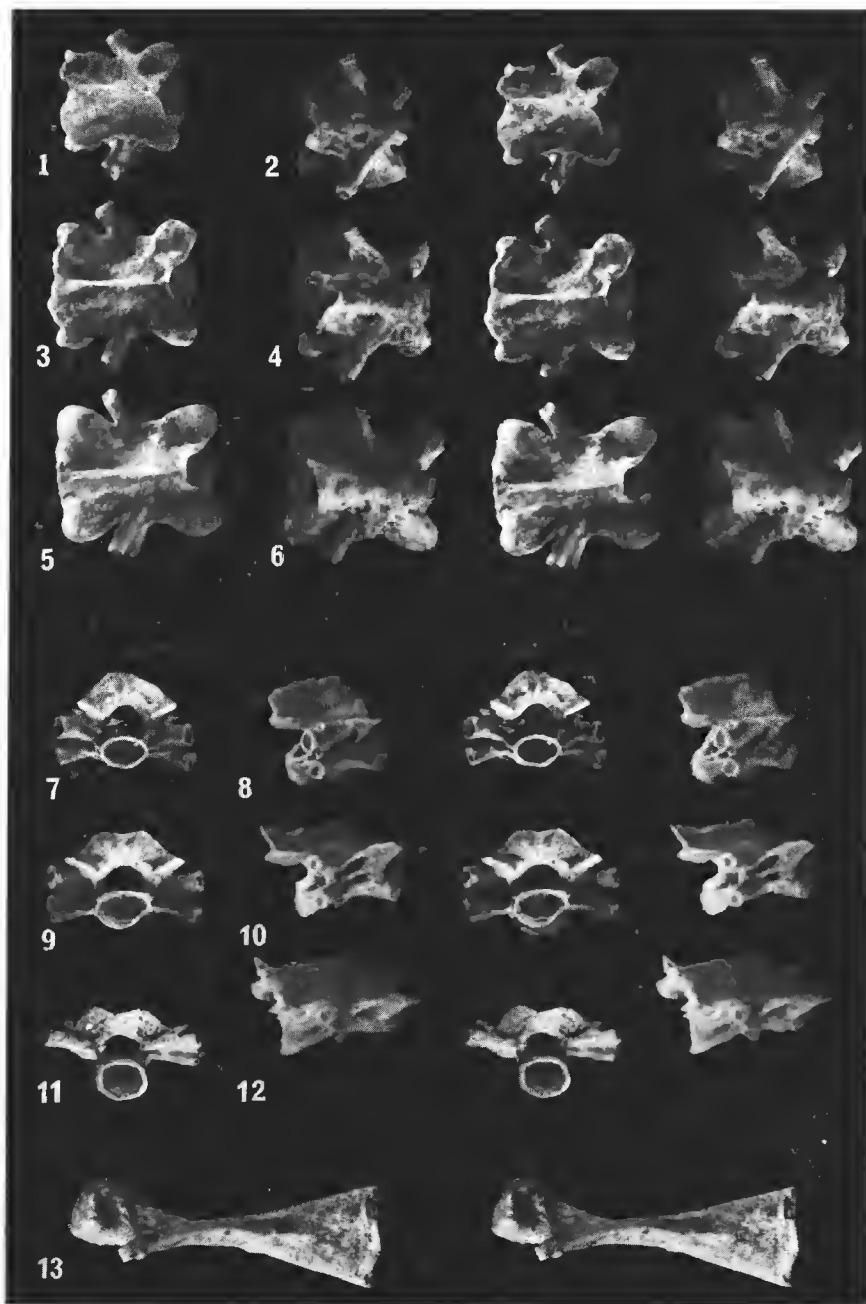


PLANCHE II

PLANCHE III

Triturus cf. *T. marmoratus*, collection de Lyon L7 (sauf fig. 9), $\times 5,5$.

- 1 et 5. — Vertèbre antérieure du tronc (probablement la 2^e), vues dorsale et ventrale.
- 2 et 6. — Vertèbre caudale antérieure, vues dorsale et ventrale.
- 3 et 7. — Atlas, vues dorsale et ventrale.
- 4 et 8. — Vertèbre postérieure du tronc, vues dorsale et ventrale.
9. — Vertèbre caudale postérieure, vue latérale (collection de Paris).
10. — Vertèbre caudale antérieure, vue latérale.
11. — Vertèbre du tronc d'un jeune spécimen, vue dorsale.
12. — Vertèbre du tronc d'un jeune spécimen, vue dorsale.

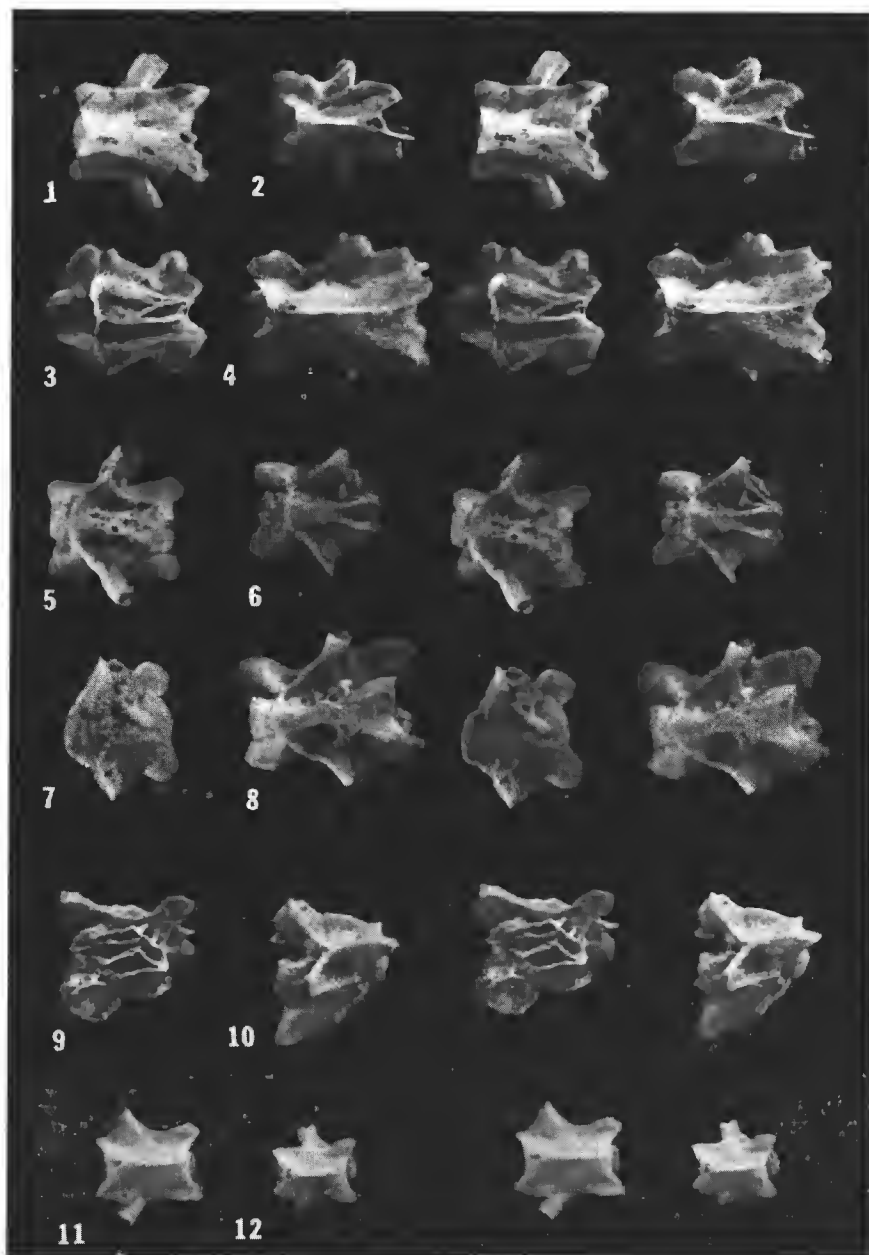


PLANCHE III

PLANCHE IV

Triturus cf. *T. marmoratus*, collection de Lyon L7, $\times 5,5$.

- 1 et 5. — Vertèbre du tronc, vues dorsale et latérale.
- 2 et 6. — Vertèbre du tronc, vues dorsale et latérale.
- 3 et 7. — Vertèbre du tronc, vues dorsale et latérale.
- 4 et 8. — Vertèbre du tronc, vues dorsale et latérale.
- 9. — Fémur droit, vue ventrale.
- 10. — Fémur droit, vue dorsale.

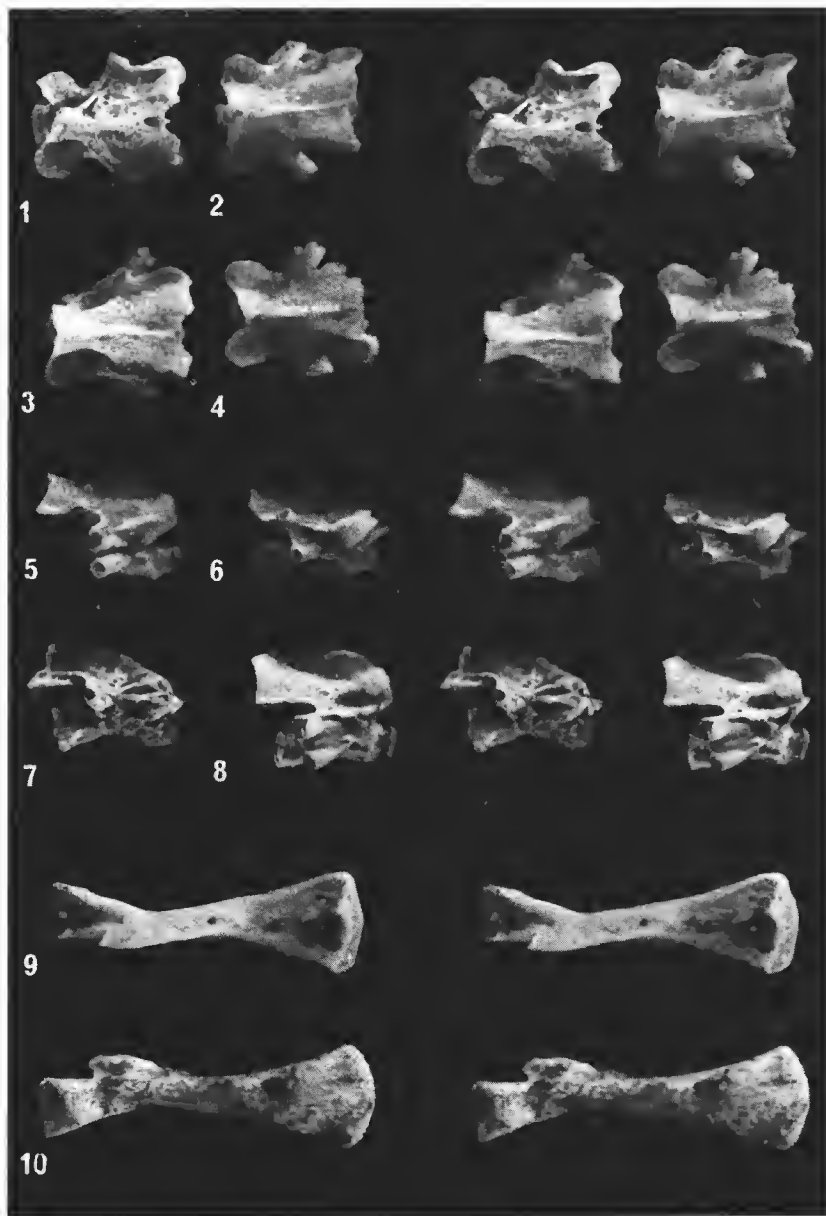


PLANCHE IV

PLANCHE V

Albanerpeton inexpectatum n. gen., n. sp., collection de Paris, $\times 4,5$.

1. — Maxillaire, lacrymal et préfrontal droits associés, vue latérale.
2. — Les mêmes, vue médiale.
3. — Prémaxillaire gauche, vue médiale.
4. — Prémaxillaire droit, vue latérale.
5. — Quadratum gauche, vue médiale.
6. — Maxillaire gauche, vue latérale.
7. — Maxillaire gauche, vue dorsale.
8. — Maxillaire gauche, vue médiale.

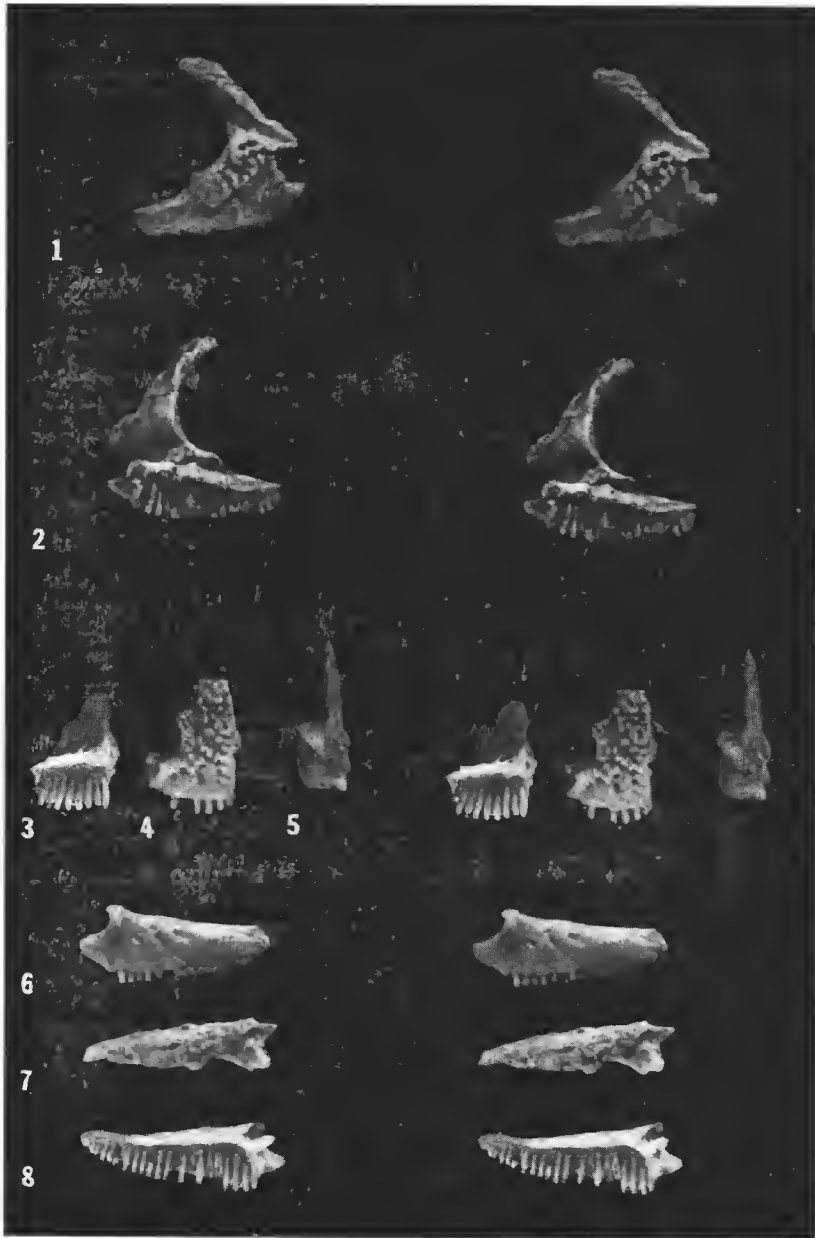


PLANCHE V

PLANCHE VI

Albanerpeton inexpectatum n. gen., n. sp., collection de Paris, $\times 4,5$.

1. — Vertèbre caudale postérieure, vue latérale.
2. — Vertèbre caudale antérieure, vue latérale.
3. — Vertèbre sacrée, vue dorsale.
- 4, 8 et 14. — Atlas, vues dorsale, postérieure et latérale.
- 5, 9 et 15. — Deuxième et troisième vertèbres ankylosées (holotype), vues dorsale, antérieure et latérale.
- 6 et 10. — Vertèbre du tronc, vues ventrale et postérieure.
- 7 et 11. — Vertèbre du tronc, vues dorsale et antérieure.
12. — Vertèbre antérieure du tronc, vue latérale.
13. — Troisième vertèbre, vue latérale (cette vertèbre n'est pas soudée à la deuxième, et son arc neural est brisé postérieurement).
16. — Vertèbre postérieure du tronc, vue latérale.
17. — Vertèbre postérieure du tronc, vue latérale.

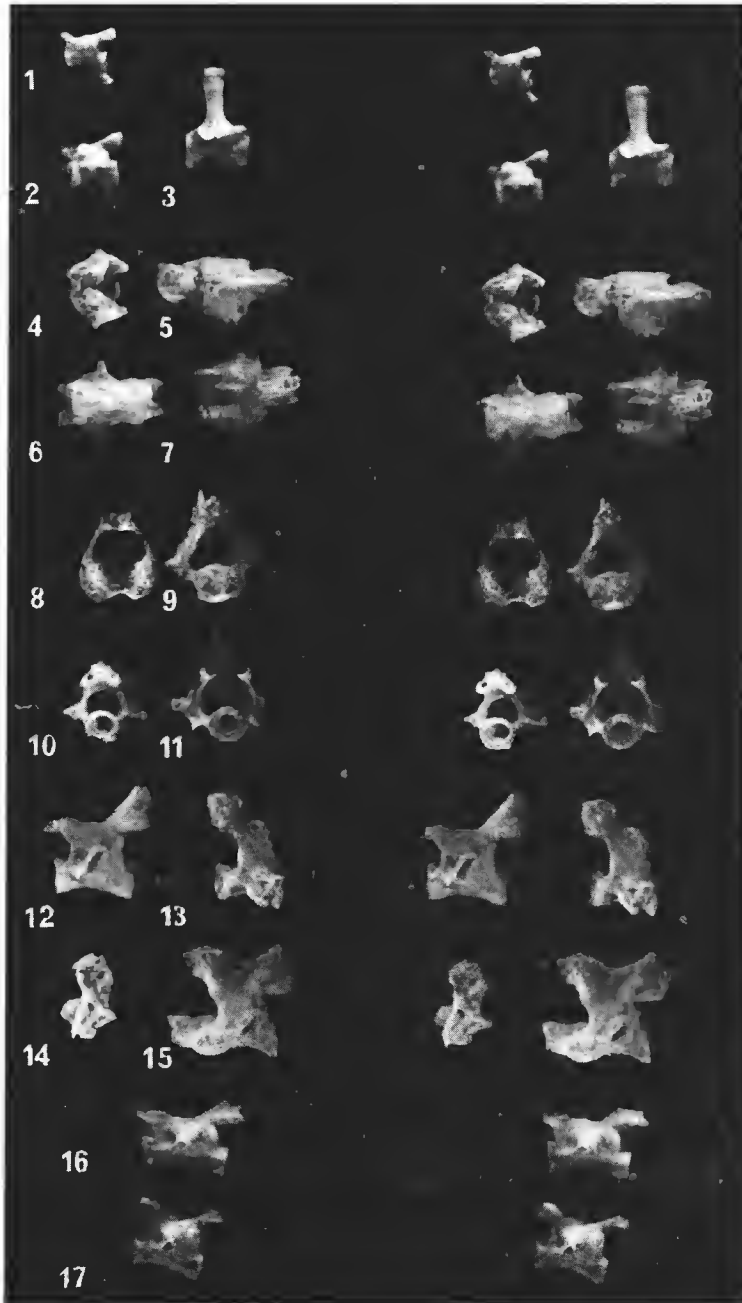


PLANCHE VI

PLANCHE VII

Albanerpeton inexpectatum n. gen., n. sp., collection de Paris, $\times 4,5$.

1. — Hémimandibule gauche, brisée antérieurement, vue médiale.
2. — Hémimandibule droite, brisée antérieurement, vue latérale.
3. — Hémimandibule droite, vue médiale.
4. — Hémimandibule gauche (le préarticulaire manque), vue médiale.
5. — Dentaire gauche, brisé postérieurement, vue latérale.
6. — Dentaire droit, brisé postérieurement, vue médiale.
7. — Hémimandibule droite complète, vue dorsale.

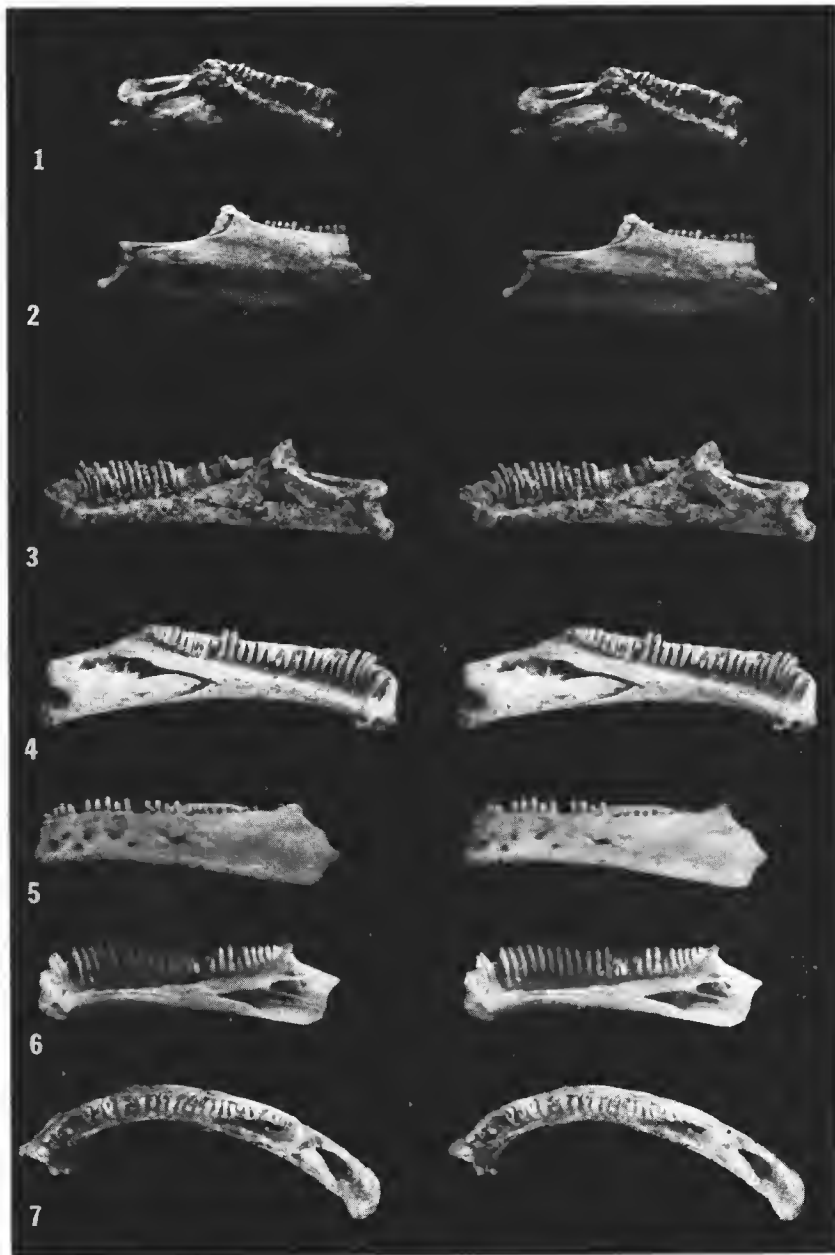


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

Albanerpeton inexpectatum n. gen., n. sp., collection de Paris, $\times 4,5$.

1. — Dentaires montrant symphyse interdigitatée, vue dorsale.
2. — Spécimen composite, montrant frontal et pariétaux, vue ventrale.
3. — Le même, vue dorsale.
4. — Endocrâne, vue latérale gauche.

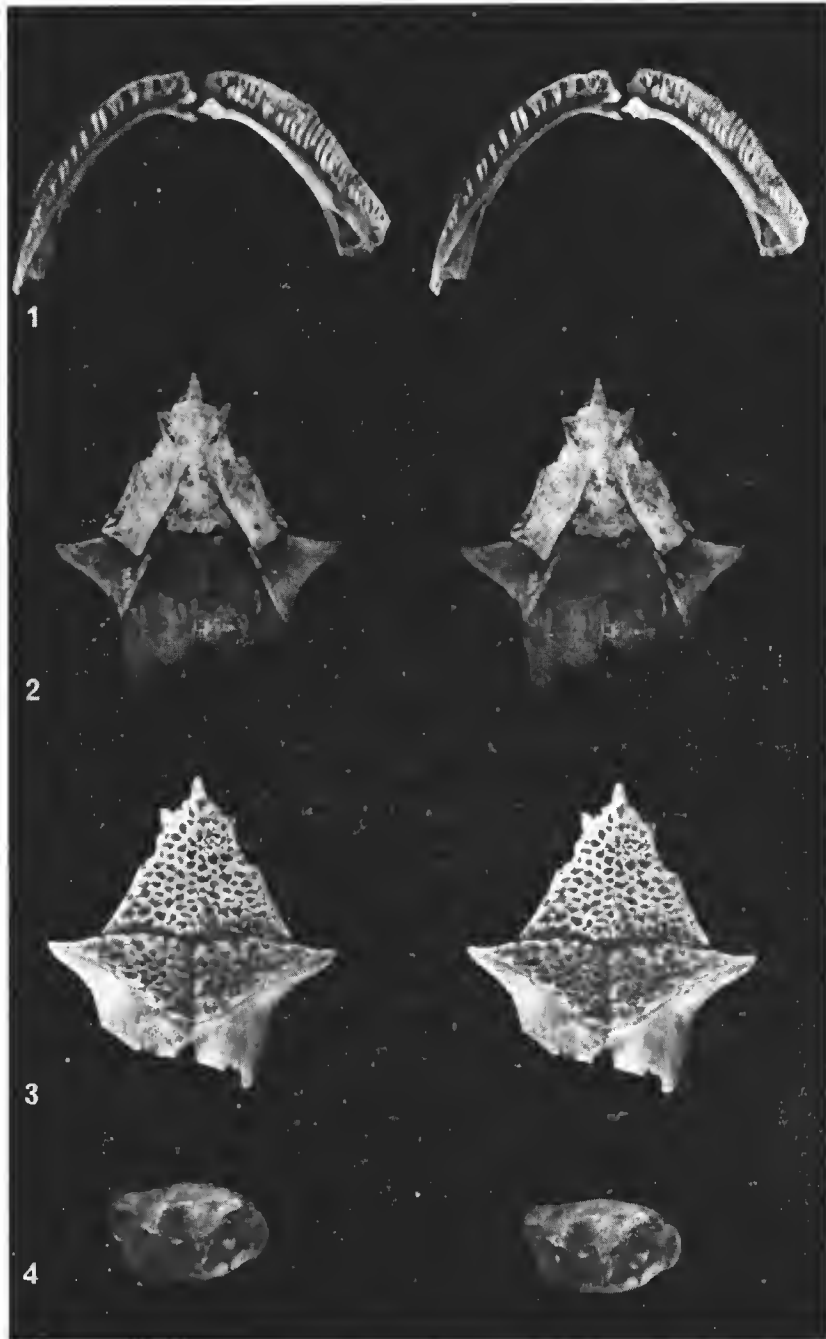


PLANCHE VIII

PLANCHE IX

Albanerpeton inexpectatum n. gen., n. sp., collection de Paris, $\times 4,5$

1. — Endocrâne, vue postérieure.
2. — Le même, vue ventrale.
3. — Le même, vue dorsale.
4. — Le même, vue antérieure.
5. — Fémur droit.
6. — Humérus droit, vue ventrale.
7. — Humérus droit, vue dorsale.

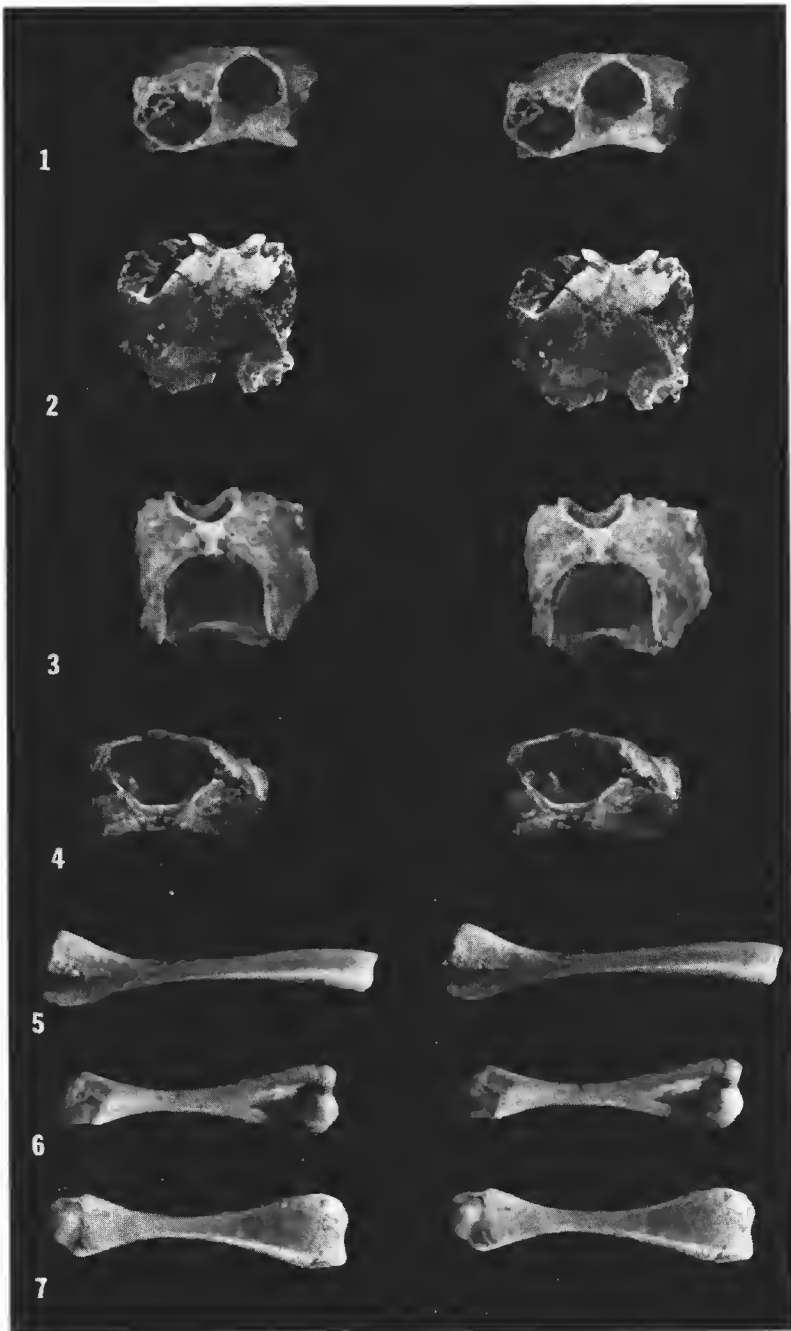


PLANCHE IX

PLANCHE X

Chioglossa meini n. sp., collection de Paris, $\times 4,5$.

- 1, 3 et 5. — Vertèbre du tronc (holotype), vues latérale, ventrale et dorsale.
2, 4 et 6. — Vertèbre du tronc, vues antérieure, ventrale et dorsale.

Chelotriton paradoxus, collection de Paris, $\times 2,5$.

7. — Vertèbre antérieure du tronc, montrant os dermique bien développé, vue dorsale.
8. — Vertèbre postérieure du tronc montrant os dermique moins bien développé, vue dorsale.

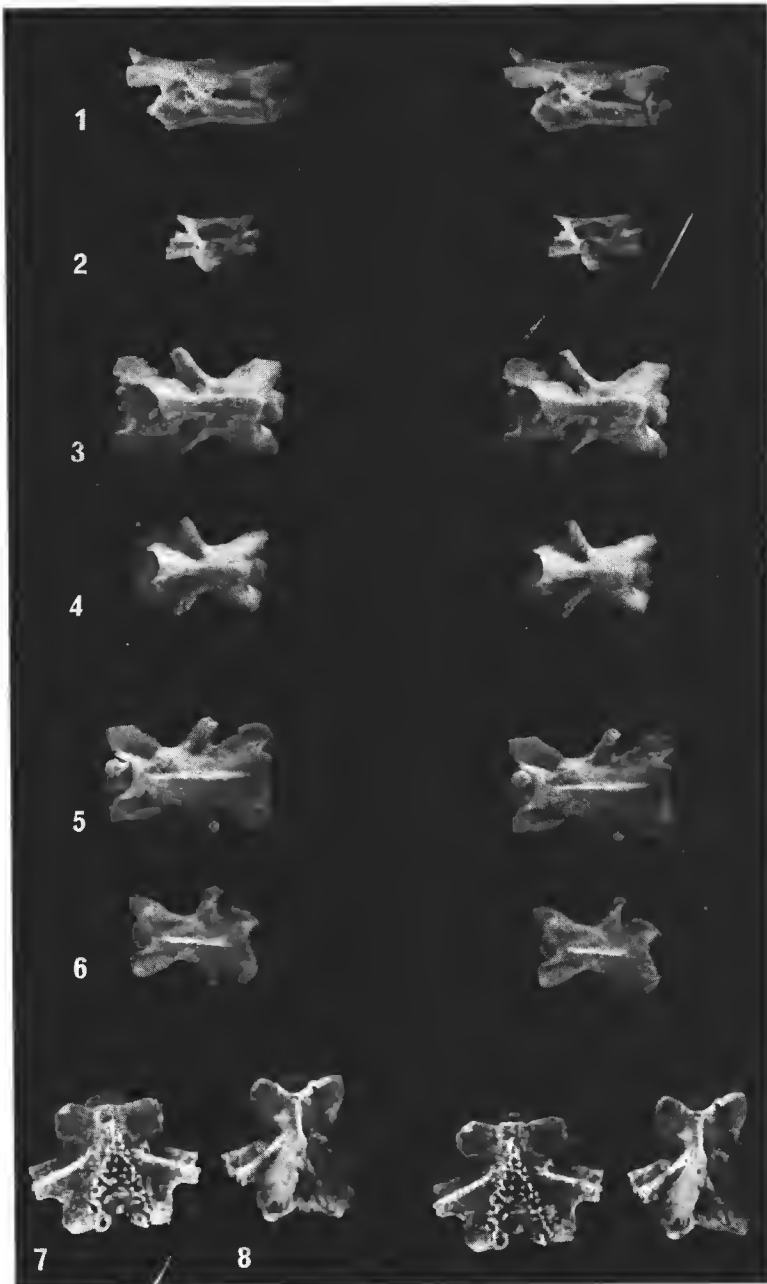


PLANCHE X

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n^o 398, juillet-août 1976,
Sciences de la Terre 57 : 297-344.*

Achévé d'imprimer le 30 décembre 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

BAUCHOT, M.-L., J. DAGET, J.-C. HUREAU et Th. MONOD, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., 42 (2) : 301-304.

TINBERGEN, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

